Vol. XI

Supplemento

ARCHIVIO DI OCEANOGRAFIA E LIMNOLOGIA

CONSIGLIO NAZIONALE DELLE RICERCHE
Centro Nazionale di Studi Talassografici
Venezia
1959

SOMMARIO

SIMPOSIO SULLA CLASSIFICAZIONE DELLE ACQUE SALMASTRE

VOLUME XI SUPPLEMENTO
ARCHIVIO DI OCEANOGRAFIA E LIMNOLOGIA

SIMPOSIO
SULLA
CLASSIFICAZIONE DELLE ACQUE SALMASTRE

SYMPOSIUM
ON
THE CLASSIFICATION OF BRACKISH WATERS

VENEZIA 8-14 APRILE 1958

VENEZIA
CENTRO NAZIONALE DI STUDI TALASSOGRAFICI
DEL CONSIGLIO NAZIONALE DELLE RICERCHE

Al XIII Congresso della Società Internazionale di Limnologia tenuto a Helsinki dal 27 luglio al 7 agosto 1956 fu deciso su proposta del Dr. Sven Segerstråle di organizzare a Venezia un simposio sulla classificazione delle acque salmastre.

All'organizzazione del simposio ha dato il suo patrocinio e l'aiuto finanziario la Unione Internazionale delle Scienze Biologiche (IUBS), cui la Società di Limnologia aderisce quale una sezione.

Il simposio ha avuto luogo a Venezia presso la sede del Centro Nazionale di Studi Talassografici del Consiglio Nazionale delle Ricerche dall'8 al 14 aprile 1958.

Vi hanno partecipato quali relatori L. C. Beadle (Kampala, Uganda), H. Caspers (Hamburg, Germania), E. Dahl (Lund, Svezia), U. D'Ancona (Padova, Italia), B. Havinga (Heemstede, Olanda), J. W. Hedgpeth (Dillon Beach, California, U.S.A.), G. Petit (Banyuls-sur-Mer, Francia), A. Remane (Kiel, Germania), D. Schachter (Marseille, Francia), W. Schmitz (Freudenthal, Germania).

Non hanno potuto partecipare al simposio, ma hanno inviato relazioni M. Băcescu (București, Romania), D. Rochford (Cronulla, Australia), L. Zenkevitch (Moskva, U.R.S.S.).

Hanno inoltre partecipato ai lavori e alle discussioni B. Battaglia (Padova), R. De Angelis (Roma), Wm. A. Dill (FAO, Roma), A. Giordani Soika (Venezia), M. J. Girard (FAO, Roma), T. J. Job (FAO, Roma), T. T. Macan (Ambleside, Inghilterra), A. Marcello (Venezia), A. Vatova (Venezia).

Hanno contribuito alla riuscita del simposio il Comune di Venezia, il Consorzio Vallicoltori delle provincie di Venezia e Padova (Presidente A. Bullo, Venezia), l'Ente provinciale per il Turismo di Venezia, B. Battaglia (Padova), G. Chinaglia (Venezia), Wm. A. Dill (FAO, Roma), M. J. Girard (FAO, Roma), T. T. Macan, Segretario generale della Società di Limnologia (Ambleside), A. Marcello (Venezia), N. Spada (Venezia).

Ringraziamo i relatori e tutti i collaboratori per l'aiuto datoci. Un particolare ringraziamento va rivolto alla IUBS.

At the XIII Congress of the International Association of Limnology held in Helsinki from July 27th to August 7th 1956, on the proposal of Dr. Sven Segerstråle, the decision was taken to organise in Venice a Symposium on the Classification of Brackish Waters.

The Symposium was sponsored and supported with a grant by the International Union of Biological Sciences (IUBS), to which the Limnological Society is connected as a Section.

The Symposium was held in Venice at the Centro Nazionale di Studi Talassografici of the Consiglio Nazionale delle Ricerche from April 8th to 14th 1958.

Papers were read by the following speakers: L. C. Beadle (Kampala, Uganda), H. Caspers (Hamburg, Germany), E. Dahl (Lund, Sweden), U. D'Ancona (Padova, Italy), B. Havinga (Heemstede, Netherland), J. W. Hedgpeth (Dillon Beach, California, U.S.A.), G. Petit (Banyuls-sur-Mer, France), A. Remane (Kiel, Germany), D. Schachter (Marseille, France), W. Schmitz (Freudenthal, Germany).

M. Băcesco (Bucureşti, Romania), D. Rochford (Cronulla, Australia), L. Zenkevitch (Moskva, U.S.S.R.) were not able to attend the Symposium, but sent their reports.

Sessions and discussions were also attended by B. Battaglia (Padova), R. De Angelis (Roma), Wm. A. Dill (FAO, Roma), G. Giordani Soika (Venezia), M. J. Girard (FAO, Roma), T. J. Job (FAO, Roma), T. T. Macan (Ambleside, England), A. Marcello (Venezia), A. Vatova (Venezia).

The Municipality of Venice, the Consorzio Vallicoltori delle Provincie di Venezia e Padova (President A. Bullo, Venezia), the Ente Provinciale per il Turismo of Venice, B. Battaglia (Padova), G. Chinaglia (Venezia), Wm. A. Dill (FAO, Roma), M. J. Girard (FAO, Roma), T. T. Macan General Secretary of the Limnological Society (Ambleside), A. Marcello (Venezia), N. Spada (Venezia) cooperated to the success of the Symposium.

We thank the speakers and all collaborators for their help. Our best thanks are particularly due to the IUBS.

SVEN G. SEGERSTRÅLE

Zoological Museum of the University and Institute of Marine Research, Helsinki-Helsingfors

BRACKISHWATER CLASSIFICATION

A HISTORICAL SURVEY

As is well known, the fundamentals of brackishwater biology, as a science in the stricter sense, were laid down by the Dutch zoologist H. C. REDEKE, who in 1922 published a paper entitled « Zur Biologie der niederländischen Brackwassertypen. Ein Beitrag zur regionalen Limnologie ». It was no accident that this publication came from the Netherlands; as a matter of fact, the extent of diluted waters and their wide salinity range in that country, in combination with good faunistic and floristic knowlege, offered exceptionally favourable conditions for an attack on the problems of diluted areas.

Earlier classifications. - An attempt to classify organisms according to salinity was made as long ago as 1902 by HEIDEN, who divided the diatoms according to their relation to salinity into 7 groups, with distribution in: 1. Sea water with a surface salinity of more than 1.25%. 2. Sea water with a surface salinity of less than 1.25%. 3. Brackish and sea water. 4. Brackish water. 5. Fresh, brackish and sea water. 6. Fresh and brackish water. 7. Fresh water.

A stricter systems was proposed VAN OYE in 1920, in a paper on the plankton in brackish Indonesian waters:

« Enfin, il me semble nécessaire de faire une distinction concernant le plancton de l'eau saumâtre, d'après la teneur en sel. A mon avis, il y a lieu de parler d'oligohyphalmyroplankton quand la teneur en sel ne dépasse pas 15 ‰ et de polyhyphalmyroplankton quand la teneur varie de 15 à 30 ‰; au delà, il faut considérer le milieu comme appartenant à l'haliplankton proprement dit. »

REDEKE (1933) comments upon this classification as follows:

« Abgesehen von der etwas schwerfälligen Terminologie — das hässliche Wort « Hyphalmyroplankton » rührt bekanntlich von LEMMERMANN (1901) her — hat VAN OYE das Richtige getroffen, indem er den geringeren oder höheren Salzgehalt des Brackwassers als Ausgangspunkt seiner Einteilung gewählt hat, und ihm gebührt das Verdienst, zum erstenmal die dem KOLKWITZ-MARSSONschen Saprobiensystem entliehenen und später von NAUMANN in die regionale Limnologie eingeführten Begriffe oligo und poly in der Brackwasserbiologie verwendet zu haben. »

It seems appropriate to give some quotations from REDEKE's 1922 paper which show clearly that he realised the theoretical and practical significance of brackish waters.

« Das Brackwasser ist characterisiert durch eine eigentümliche Fauna und Flora und das Studium der Beziehungen der dort lebenden Gesellschaften zu den Milieufaktoren gehört zu den wichtigsten Aufgaben der Limnologie.

Bei Untersuchungen, welche ich im Laufe der Jahre in etlichen solchen [niederländischen] Brackwassergebieten ausgeführt habe, hat sich gezeigt, dass ein eingehendes Studium der Brackwasser-Biocoenosen nicht nur für die Praxis (im Interesse der Fischerei) sondern auch in theoretischer Hinsicht (als Gegenstand der Limnologie) von grosser Bedeutung ist, insofern die in den Brackwassergesellschaften lebenden Arten gewöhnlich nur in geringer Zahl vorhanden sind, die Zahl der Individuen jedoch meistens sehr gross ist.

Das Leben im Brackwasser ist daher in der Regel sehr üppig, die Gewässer gehören fast sämtlich zu dem polytrophen Typus, sind daher sehr 'fruchtbar' und gute Fischgewässer, während auf der anderen Seite die verhältnissmässig geringe Zahl der Arten es ermöglichen wird, hier schneller einen Einblick zu bekommen in die gegenseitigen Abhängigkeitsbezeihungen der Organismen und in ihr Verhalten zu den Milieu-Einflüssen, als in dem eigentlichen Süsswasser.

Da nun aber die genaue Kenntniss des Lebensmilieus die wichtigste Voraussetzung der kausalen Limnologie ist, wird es Aufgabe der künftigen Arbeiten sein, neben den mehr vorbereitenden faunistischen und floristischen Untersuchungen zunächst die Eigenschaften des Milieus, i. c. des Brackwassers eingehender zu untersuchen.

Es hat sich nämlich bei den oben angedeuteten Untersuchungen gezeigt, dass das Brackwasser an und für sich keinen einheitlichen Lebensbezirk darstellt, sondern dass es verschiedene, ökologisch scharf geschiedene Brackwassergebiete gibt, welche ihre characteristischen Milieufaktoren und dementsprechend ihre eigenen Lebensgesellschaften aufweisen.

Es ist daher vor allen Dingen notwendig, zu einer regionalen Einteilung, einer Systematik dieser Gewässer zu gelangen, welche in ihren chemischen und physikalischen Eigenschaften begründet und nicht nur für rein-theoretische sondern auch für praktische Untersuchungen brauchbar ist. »

In order to meet the need for a classification, Redeke proposes the following salinity — or strictly speaking, chlorinity — system, constructed in accordance with the milieu spectra introduced by Naumann into the field of limnology.

	Cl content (g/l)
Oligohaline brackish water	0.1 — 1.0
Mesohaline » »	1.0 — 10.0
Polyhaline » »	10.0 —

Redeke comments upon his own classification as follows:

« Hierzu sei bemerkt, dass die Hauptlinien des Spektrums, wie ich unten weiter ausführen werde, ziemlich genau den natürlichen Grenzen (soweit man hier von Grenzen sprechen kann) zwischen den [biologischen] Brackwassertypen entsprechen.

Als untere Grenze für 'Brackwasser' ist 0.1 gr pro L genommen, weil reines Süsswasser, welches nicht mit Meerwasser kontaminiert ist (Salzseen u. d. bleiben hier ausser Betracht), durchgehends einen Cl-Gehalt von weniger als 100 mg pro L aufweist. So hat z. B. Regenwasser in Nordholland (Helder) einer mittleren Cl-Gehalt von 33 mg pro L, Wasser aus den Dünen (Trinkwasser par excellence) bis zu 80, Rheinwasser (bei Lekkerkerk und Woudrichem) 54, Vechtwasser (oberer Teil) 42, alles mg pro L.

Das eigentliche Süsswasser bildet somit den Infra-Teil unseres Spektrums: das Chlor spielt hier nur eine untergeordnete Rolle. Auf der anderen Seite geht das Brackwasser unmerklich in das Meerwasser über, letzteres bildet daher gleichsam den Ultra-Teil.

Die Beantwortung der Frage, wie in dieses Spektrum die speziellen Linien, die Abgrenzungen eventueller kleinerer, geschlossener Bezirke eintragen werden müssen und ob vielleicht auch die Hauptlinien verlegt werden müssen, sobald neben Cl auch andere Stoffe in Betracht gezogen werden, muss vorläufig dahin gestellt bleiben und späteren Untersuchungen überlassen werden. »

Redeke proceeds to give biological characteristics of the three types of brackish waters. Some main points are quoted below:

« Die oligohalinen Gewässer. ... Diese Gewässer sind im Allgemeinen dadurch characteriziert, dass viele Arten aus dem Süsswasser, sowohl Pflanzen wie Tiere, hier noch vorzüglich gedeihen, ja, wie es scheint, manchmal eine Üppigkeit entfalten, wie sie im reinen Süsswasser selten beobachtet wird. ...

Die mesohalinen Gewässer: Ich betrachte dieses Gebiet als das eigentliche Brackwassergebiet s. str. ... Diese Gewässer sind hauptsächlich dadurch characteriziert, dass hier eine Menge von Arten, welche in den beiden anderen Gebieten entweder vollständig fehlen oder nur an der Grenze anzutreffen sind, ihre optimalen Existenzbedingungen finden. Es ist das Gebiet der autochthonen Brackwasserformen und deshalb habe ich es als das Brackwassergebiet s. str. bezeichnet. ...

Die polyhalinen Gewässer. ... Vielleicht lassen sich in den bis jetzt noch weniger untersuchten Tiergruppen solche typische Hochbrackwasserformen auffinden. Übrigens gehört dieser Bezirk eigentlich schon mehr zu den Objekten der Meeresforschung als zur Limnologie. »

The final section of Redeke's paper includes the following statement:

« Überblicken wir die oben mitgeteilten Befunde, so können wir, wie mir scheint, zunächst feststellen, dass die hier vorgeschlagene Einteilung unseres Brackwassers der Hauptsache nach den natürlichen Verhältnissen durchaus entspricht. Obgleich es in der Natur keine Grenzen gibt und, wie schon eingangs erwähnt wurde, die Lage der Linien unseres Cl-Spektrums vielleicht noch nicht als endgültig betrachtet werden darf, so halte ich sie doch im Wesentlichen für richtig, weil es sich gezeigt hat, dass die drei Bezirke eigene und von den anderen verschiedene Lebensgemeinschaften aufweisen. »

In order to illustrate the earlier confusion surrounding the term « brackish », the following passage may be borrowed from Välikangas's paper of 1926, mentioned below:

« Sowohl in der hydrographischen wie in der biologischen Literatur sind unter jenem Begriff [Brackwasser] sehr verschiedene Sachen gemeint. Die einen sind anscheinend vom Süsswasser ausgegangen und bezeichnen als Brackwasser Wasser mit gerade fühlbarem Salzgehalt. So gibt Krümmel in seinem bekannten Handbuch (1907) einen Salzgehalt von nur etwa 0.5 bis 1.0 ‰ als charakteristisch für das Brackwasser an, ebenso z. B. Stiasny (1913). Zahlreiche Verfasser dagegen scheinen im Gegensatz dazu vom Wasser der Weltmeere auszugehen und betrachten schon eine geringe Aussüssung als genügend, um von Brackwasser zu sprechen. So bezeichnet z. B. Steuer (1910) als Brackwasser ein

Wasser von weniger als 30 °/₀₀ Salzgehalt, und VAN BREEMEN (1905) versteht im Nordseegebiet unter der betr. Bezeichnung im allgemeinen solches Wasser, dessen Salzgehalt unterhalb demjenigen der offenen Nordsee (= 34 °/₀₀) liegt ».

In a publication of 1925 (cf. also WILLER 1931) on the biology of a lagoon (Frisches Haff) on the south coast of the Baltic, WILLER applied REDEKE's system to the area, but in a relative sense only; his oligo-, meso- and polyhaline zones are modified in accordance with the dilution of the Baltic and are thus given a much lower salinity than in the original system. WILLER's example was followed by some other biologists (RIECH, SZIDAT), but met with merited criticism from REDEKE (1933) and VÄLIKANGAS (1933).

In 1923, after making investigations in the estuary of the R. Elbe, SCHLIENZ suggested a salinity system which was also based on a strict zonation:

	Salinity °/₀₀
Fresh water	0.0 — 0.5
Inner brackish water	0.5 — 1.0
Outer brackish water	1 — 18
Middle salt water	18 — 32
Bank water (« Bankwasser »)	32 — 34
North Sea water	34 — 35
Ocean water	35 —

In 1926, REDEKE's system was further developed by VÄLIKANGAS, in connection with investigations into the plankton of the inner Baltic (waters off the Finnish capital, Helsinki). First he proposes, for practical reasons, that the classification be related to the total salinity content (according to KNUDSEN's formula) instead of to the chlorinity content. Second, he finds it necessary, at least as far as the Baltic is concerned, to divide the mesohaline zone into two subzones, viz. the pleio- and meio-mesohaline subzones; as justification for this he stresses the disappearance of many animals characteristic of the Baltic proper, at the isohaline for about 8 °/₀₀ (region between the Danish Isles and the island of Rügen), and the addition to the fauna of a great many marine forms west of this line. REDEKE's system is thus given the following form:

Zone	Salinity °/₀₀
Oligohaline	0.2 — 2.0
Meio- or β-mesohaline	2.0 — 8.0
Pleio- or α-mesohaline	8.0 — 16.5
Polyhaline	16.5 —

In 1927, the German botanist KOLBE proposed a salinity system of his own which is little known today but is, nevertheless, of interest.

Kolbe knew of Redeke's paper, but did not accept his classification, because he found it too artificial and because it referred to brackish water only. On the basis of investigations in the saline inland waters of the Sperenberger area near Berlin, Kolbe had arrived at a system comprising three groups of diatoms — the organisms studied in this case — viz. euhalobious, mesohalobious, and oligohalobious forms (original German terms: Euhalobien, Mesohalobien, Oligohalobien; cf. the terms halobious forms (Halobionts), halophilous and haloxenous forms, coined earlier by Thienemann). The relation of these groups to salinity is given as follows (it is stressed that the limits are rough approximations only).

Euhalobious	forms, main range	at a	salinity of	30 - 40 ‰
Mesohalobious	»	»	»	5 - 20 ‰
Oliogohalobious	»	»	»	less than 5 ‰

(The oligohalobious forms are further subdivided into three groups: halophilous forms, stimulated by low salinity; indifferent forms, showing a gradual decline with increasing salinity; and halophobous forms, not tolerating even a very low concentration of salts).

As will be seen, Kolbe's system differs from that of Redeke in that it also includes waters with a salinity typical of the oceans; as a matter of fact, his classifications was intended to be applicable not only to inland saline waters, but also to marine regions. Apart from this divergence, the two system have much in common, except that the limits are slightly different; also, there is a gap in Kolbe's system, at the place of Redeke's polyhaline zone.

The following statement in Kolbe's paper, on the physiological effect of various salts, deserves to be quoted.

« Wenn im Vorstehenden von ' Salz ' und ' Salzkonzentrationen ' die Rede war, so waren stets Chloride — vorwiegend Chlornatrium — gemeint. Die Frage nach der spezifischen Wirkung der verschiedenen Salze ist physiologisch noch nich abschliessend erforscht. Nach den Untersuchungen von von Alten (1913-1915) und eigenen Erfahrungen ist es wahrscheinlich, dass — wenigstens bei vielen Diatomeen — NaCl durch $MgCl_2$ ersetzt werden kann. Für phanerogame Halophyten machte es Kolkwitz (1917-1919) wahrscheinlich, dass andere Salze, z. B. Sulfate und Karbonate, in bestimmten Fällen dieselbe Wirkung haben wie das Kochsalz. »

Kolbe's system was adopted by a number of botanists (especially diatom specialists), for instance, Krasske, Budde and Iversen; and was even further developed by Budde (cf. below).

In 1929, Brunelli classified the brackish waters on a geographical basis, distinguishing three categories: (1) seas with lowered salinity; (2) estuaries; (3) lagoons.

In a publication by Nienburg and Kolumbe, of 1931, the lower, brackish reaches of the R. Elbe were referred to three zones, characterized by a salinity

of 0.6 - 1.5 $^o/_{oo}$, 5.3 - 6.6 $^o/_{oo}$ and 11.2 - 22.3 $^o/_{oo}$ respectively, which zones, according to the two authors, correspond to natural boundaries within their flora.

In a publication of 1932, on the algae of the saline inland waters of Westfalen, BUDDE, developing the system of Kolbe, proposes, like REDEKE (see below) and VÄLIKANGAS, the division of the mesohalobious forms into two subgroups, α- and β-mesohalobious forms; in addition, the term polyhalobious is suggested for forms living in very salt water (Cl content 60,000 - 80,000 mg/1).

In a paper of 1932, KNIPOVICH proposed as the demarcation between brackish water and ocean water the salinity of 24.695 $^o/_{oo}$, because at this degree of dilution the temperature of maximum density and congelation coincide (—1.332°C). This idea is sometimes referred to in the literature on brackishwater classification, but seems not to have been used by any worker in the field concerned.

In connection with the International Congress of Limnology in 1932, held in Amsterdam and especially devoted to the problems of brackish waters, important new contributions to the discussion on their classification were made by REDEKE and VÄLIKANGAS (published in 1933).

REDEKE's paper « Über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers », includes a discussion of the term « brackish » and of earlier attemps to classify diluted waters. Like VÄLIKANGAS in 1926 (see above), he points to the confusion surrounding the term « brackish »; as an example it is mentioned that in some cases even waters where the salinity may surpass that of the ocean have been classified as brackish. In accordance with GURNEY, REDEKE proposes the following definition:

« Brackwasser ist ein Gemisch von Süsswasser und Meerwasser s. str. (Das heisst: Meerwasser mit einem Salzgehalt von mehr als 30 $^o/_{oo}$, wie es z. B. die Nordsee enthält, oder das Mittelländische Meer und die Ozeane). »

The salinity system is also widened to comprise water of full salinity, as given below:

	Cl g/l
Fresh water	less than 0.1
Oligohaline brackish water	0.1 — 1.0
Mesohaline » »	1.0 — 10.0
Polyhaline » »	10.0 — 17.0
Sea water » » more than	17.0

It is again stressed that the mesohaline zone is the typical brackishwater zone (das Brackwassergebiet « par excellence »); furthermore, REDEKE refers to an earlier paper (Zuiderzee-Monografie, 1922), in which, like VÄLIKANGAS in 1926, he divides this zone into two, the α- and β-subzones, although their

sequence is inverted in comparison with VÄLIKANGAS's system (for criticism, see foot-note (1)).

REDEKE defends the basing of his system on the chlorinity of the water as being more exact than if total salinity were used, but admits that the latter method does not lead to major errors:

« Aber abgesehen davon, dass das Chlor eben das wichtigste Element der Meereswassersalze ist, und bei den Salzgehaltbestimmungen fast immer von der Cl-Titration ausgegangen wird, hat die KNUDSENsche Formel streng genommen nur eine beschränkte Gültigkeit. Denn wiewohl das Meerwassersalz bekanntlich überall dieselbe Zusammensetzung hat, das heisst also, die verschiedenen Komponenten überall im gleichen Verhältnis enthält, ändert sich dieses Verhältnis bei reichlicher Zufuhr elektrolytenreichen Flusswassers, wo z. B. die Mengen Ca, Mg, SO_3 im Vergleich zum Cl durchweg bedeutend grösser sind als im Meere. VAN DER PLAATS (1906) hat dies für die Zuidersee gezeigt: ausgehend von der Cl-Titration findet man hier zu niedrige Werte für den Salzgehalt. Die Differenzen sind jedoch gering; sie gehen nach RINGER (1907) nicht über etwa 0.1°/₀₀ hinaus, so dass keine allzu grossen Fehler gemacht werden, wenn man sich auch hier der KNUDSENschen Tafeln bedient. »

The objection against his system, made by KOLBE, that the limits proposed are « willkürlich, zahlenmässig und selbstgesetzt », REDEKE dismisses, stressing that the distribution of halophilous organisms, even in regions outside Holland, is determined in the main by the same limits.

VÄLIKANGAS's Amsterdam lecture is, properly speaking, devoted to the fauna and flora of the brackish Baltic but also includes a discussion of the problem of brackishwater classification. The necessity of dividing the mesohaline zone, in the Baltic area, into two subzones is again stressed (cf. VÄLIKANGAS 1926). VÄLIKANGAS considers REDEKE's system to correspond fairly well to the biological features of the Baltic; only a slight upward widening of the oligohaline zone is proposed. His modified classification is as follows:

Zone	Salinity, °/₀₀
Oligohaline	(0.2) 0.5 — (2) 3
Meio- or α-mesohaline	(2) 3 — 8 (— 10)
Pleio- or β-mesohaline	8 — 16.5 (10 — 20)
Polyhaline	16.5 —

As will be seen, the upper limit of the polyhaline zone was left open by VÄLIKANGAS. In the « REDEKE-VÄLIKANGAS system », the limit of 30 °/₀₀ for this zone was thus defined by REDEKE.

---

(1) As regards the two subdivisions, the following remark has been made by H. LUTHER (1951, p. 90):

« Die Einteilung in α-mesohalin und β-mesohalin folgt hier VÄLIKANGAS (1926, 1933). REDEKE (z. B. 1933) und z. B. STEEMANN-NIELSEN (1944) nehmen α und β in umgekehrter Bedeutung auf. Als Regel wird aber in den Spektraleinteilung der aquatischen Faktoren wie hier β für die niedrigere meso-Stufe reserviert, α für die höhere. »

Välikangas's paper concludes with some general remarks on the systems proposed by Redeke, Kolbe and Budde, and he finds that of Redeke best fitted as a basis for the general classification of waters according to salinity. As regards the possibility of creating a common system for oceanic and inland saline waters, Välikangas states:

« Man kann natürlich verschiedener Meinung darüber sein, ob es überhaupt möglich ist, ein gemeinsames ökologisches Cl-System für alle Salzgewässer aufzubauen, ob nicht die so überaus verschiedenartigen Verhältnisse in Meeren und in binnenländischen Salzgewässern ein gemeinsames System doch zu etwas sehr Künstlichem machen würden. Es ist ja nicht das Ziel der Forschung, ein System für sich aufzustellen, sondern ein System, in welchem die Lebensforderungen der Organismen, ihre Abhängigkeit von den Milieubedingungen, den physikalischen und chemischen, sowie die biologischen Verhältnissen des Biotops, zu einem gesetzmässigen Ausdruck kommen.

Der Salzgehalt hat sich doch als ein Faktor von so durchgreifendem und bestimmenden Einfluss auf die Wasserorganismen erwiesen, dass es sich vielleicht lohnen würde, weningstens die Möglichkeiten eines einheitlichen ökologischen System zu untersuchen. Es ist aber einleuchtend, dass dabei ganz ausserordentlich verschiedene Fazies zur Schau kommen müssen, wie die bisherigen Erfahrungen schon zur Genüge gezeigt haben. »

In 1933, Brunelli gave the following salinity classification for the lagoons of Italy:

Zone	Salinity, ‰
Oligohaline	— 9
Mesohaline	9 — 18
Polyhaline	18 — 36
Isohaline	36 — 38
Hyperhaline	38 —

A paper by Remane, of 1934, included some aspects of brackishwater classification which were repeated and elaborated in a publication of 1940 (see below).

In Remane's account of the zooecology of the Baltic, published in 1940, the question of brackishwater classification is also treated. The author states that in such areas there actually exist regional differences in the fauna and flora and that thus a zonation of them is, in principle, possible; and be considers the system advanced by Redeke, with the modifications proposed by Välikangas, largely to fit the biological facts. Howerever, criticism is also given:

« Einen Schönheitsfehler besitzt allerdings dieses System, es bezeichnet die polyhaline Region noch als Brackwasser, obwohl es biologisch kein Brackwasser ist, sondern durchaus marines Gebiet. Biologisch ergeben sich auf Grund der Kurve Fig. 5 folgende Zonen. Von 35-16.5 (15) ‰ ist rein marines Gebiet mit abnehmender Artenzahl, von 16.5 (15) ‰ bis 8 (10) ‰ marin-brackiges Gebiet, von 8 (10) ‰ bis c. 5 ‰ typisches Brackwassergebiet, von 5-3 ‰ limnisch-brackiges Mischgebiet, von 3 ‰ ab Süsswassergebiet mit zunehmender Artenzahl (vgl. Remane 1934). Doch ist diese Inkongruenz zwischen dem biologischen Gebiet des Brackwassers und der oben angeführten Nominierung geringfügig. »

It may further be noted that REMANE finds it, on the whole, questionable whether it will, in the long run, prove possible to combine a hydrographical classification with a biological one:

« Schwieriger wiegt die Frage, ob sich auf die Dauer eine Vereinigung einer hydrographischen Einteilung — eine solche ist ja die Gliederung nach dem Salzgehalt — und einer biologischen auf Grund biologischer Schwellen wird halten lassen. Schon mehrfach ist ja darauf hingewiesen, dass diese Schwellen durchaus nicht in allen Lebensräumen bei gleichem durchschnittlichem Salzgehalt liegen, die Schwelle zwischen Süsswasser und Brackwasserfauna liegt z. B. im Pelagial viel höher als im Benthal, die Grenze Meeres-Brackwasserfauna liegt in Flussmündungen höher als im Meere, Süsswassertiere dringen in Kleingewässern in stärker salzige Gebiete vor als im eigentlichen Meere usw. Ob diese Abweichungen von der hydrographischen Einteilung der Brackwassergebiete so stark sind, dass auf diese verzichtet und eine rein biologische Klassifizierung des Brackwassers eingeführt werden muss, kann erst durch künftige Untersuchungen entschieden werden. »

BEADLE's general discussion of osmotic regulation and the fauna of inland waters, published in 1943, includes a tentative classification of the types of saline-water animals. He recognizes three general categories: (1) normally freshwater animals commonly found in saline waters up to about 20 ‰ (for instance, *Daphnia magna*); (2) those preferring salt water but limited to a salinity range not exceeding about 50 ‰ (for instance, *Palaemonetes varians*); (3) those met with in the highest salinities, in some cases approaching saturation (for instance, *Artemia salina*).

MÖLDER's investigations into the diatoms inhabiting the coastal waters of southern Finland, also published in 1943, led him to accept, in the main, the REDEKE-VÄLIKANGAS system; however, saline inland waters are also considered. His classification is as follows:

« 1. Salzwasser, mit mehr als 30 ‰ Salzgehalt.
   A. Salzseen und Salzquellen mit über 40 ‰ Salzgehalt.
   B. Meeresgewässer mit 30-40 ‰ Salzgehalt.
2. Brackwasser, mit 0.2 bis 30 ‰ Salzgehalt.
   A. Polyhalin, 16.5 bis 30 ‰ Salzgehalt.
   B. Pleiohalin oder α-mesohalin, 8 bis 16.5 ‰ Salzgehalt.
   C. Meiohalin oder β-mesohalin, 2 bis 8 ‰ Salzgehalt.
   D. Oligohalin, 0.2 bis 2 ‰ Salzgehalt.
3. Süsswasser. Hierher gehören alle Süsswasserseen, Flüsse, Bäche, Teiche und sonstigen Süsswassergewässer. »

In a study on the plankton of the same waters, published in the following year, 1944, HALME uses the REDEKE-VÄLIKANGAS system, but stresses the seasonal fluctuations in salinity observed in the area, which may render a given locality alternately, say, oligo- and mesohaline. Further, the author notes that the zone of 0.05 - 0.5 salinity seems to exhibit also brackishwater features (the « limnohaline » area of JÄRNEFELT, 1940).

In his paper of 1944 on the ecology and productivity of marine plants,

the Dane STEEMANN NIELSEN mentions REDEKE's system and its modifications, but adds the following critical comments (transl.):

« From a purely physical point of view, this classification is, in reality, meaningless. However, the case may be somewhat different if the distribution of species shows, more or less clearly, the existence of such definite limits. Some workers decidedly believe that this is the case. It seems, however, as if different groups of organisms behave somewhat differently. Moreover, as will be mentioned later on, sessile species do not behave in quite the same way as planktonic species. Future investigations will show whether we should retain this system based on salinity determinations or whether we should perhaps use a classification based exclusively on the organisms, as has been done by KOLBE, 1927, and IVERSEN, 1934. The latter method, however, is to some extent like driving in a circle; hence, a radical step — wholly to abandon any attempt at the classification of brackish waters into definite areas — will perhaps prove the best solution. »

The work of DAHL on the smaller arthropods of the algal zone on the west coast of Sweden (1948) includes a discussion of salinity classification, especially of the REDEKE-VÄLIKANGAS polyhaline zone.

As will be remembered, in 1940 REMANE criticized the inclusion of the polyhaline zone in the brackishwater part of the system concerned, arguing that this zone is nothing but a biologically impoverished marine area. This view was attacked by DAHL, who also opposes the other modifications of the REDEKE-VÄLIKANGAS system proposed by REMANE (see above) and prefers the original system, for two reasons:

« Firstly, it has priority and has been largely accepted by recent authors. Secondly, while the names introduced by REMANE are in no way shorter or easier to handle, the words 'limnetic', 'brackish', and 'marine' have frequently been used in a very vague sense, which may cause misunderstandings. On the other hand, the definitions of the terms used by REDEKE and VÄLIKANGAS are quite clear and have been generally adopted. »

The main arguments against REMANE's view on the polyhaline zone are as follows: The drop in the number of marine species is not the only feature typical of this zone which also exhibits positive characteristics: its algal belt has an animal community of its own, dominated by species which have the centre of their range in the polyhaline zone; hence, the existence of such a distinct brackishwater zone must be regarded as definitely established. However, its limits remain to be dealt with; on the whole, it is difficult to give them, especially the lower limit, in the form of average values, in view of the very marked salinity fluctuations typical of the waters concerned. According to DAHL, the biological upper limit of the polyhaline zone lies in the northern part of the Cattegat at 27-28 ‰; in the south, where conditions are less stable, at 30-31 ‰. DAHL's discussion concludes as follows:

« To sum up the discussion in this section, it may be stated that, despite efforts to prove the opposite, a positively characterized polyhaline zone undoubtedly exists. Its lower boundary in the area appears to be as defined by REDEKE, VÄLIKANGAS, and REMANE.

Its upper boundary lies around a salinity of 30 ‰, as was postulated by REDEKE, but in waters of low salinity fluctuations it may lie somewhat lower. No subdivision of the polyhaline zone is possible from the composition of the fauna of the algal belt. »

H. LUTHER, who in 1951 published a comprehensive study on the aquatic vegetation in the coastal waters of southern Finland, found, in the distribution of higher plants, the upper limits for the infrahaline and oligohaline zones at 0.5 and 2.3-3 ‰ respectively, thus practically as was proposed in VÄLIKANGAS's 1933 modification of REDEKE's system.

The classifications mentioned so far were mainly developed for marine areas with a comparatively stable salinity regime and are thus less applicable to areas where strong fluctuations occur. This was first demonstrated in papers published in 1951.

In an article of this year, PETIT and SCHACHTER discuss general problems of brackish waters, on the basis of studies on the lagoons (« étangs »), and the estuary of the R. Rhone, on the south coast of France. With regard to salinity these waters are characterized by a high degree of diversity and mostly also by great instability; the main reasons for the first feature are the great variation in their connection with the sea and the influx of fresh water, and for the second the sudden and irregular wind-generated displacements of the comparatively shallow water masses of these areas. Investigations by SCHACHTER have further demonstrated that no equilibrium of chemical composition exists in the waters investigated: the composition may vary from station to station in a given area and even exhibit seasonal fluctuations at the same station (for additional data on this feature, see SCHACHTER 1954). As regards the problem of classification, these authors, after surveying the conceptions of the term « brackish » and the system of REDEKE, BRUNELLI, VÄLIKANGAS, REMANE and MÖLDER, conclude that these systems are applicable only to those waters for which they were created and are not of general applicability.

Very marked diversity and stability are also typical of the estuaries of rivers, characterized by strong tide-generated daily oscillations of salinity, and, therefore, highly complex from the viewpoint of both the hydrographer and the biologist. For such areas, ROCHFORD, also in 1951, proposed a system based upon observations in selected waters in eastern and southwestern Australia. In these regions the range of variation is accentuated by climatic factors, viz. extreme seasonal oscillations in rainfall with ensuing very marked variations in the salinity of the estuarine areas (in southwestern Australia complete cessation of summer run-off occurs and saline waters are at this season enabled to penetrate into the estuaries to an exceptional degree). Whilst most earlier studies of estuarine regions have been either hydrographical or ecological, a combined zonal classification is now attempted. It is based mainly on salinity, but also takes into account biological features, such as plankton production, benthic vegetation, etc., as well as the underlying factors (including nutrient salts, bottom deposits and their microfauna and microflora to

which great significance for productivity is attributed). Four zones are distinguished: (1) the marine zone, (2) the tidal zone, (3) the gradient zone (with strong diurnal fluctuations in salinity and other hydrological properties; this variation is termed the « conflict »), (4) the freshwater zone. The relative development of each of these zones may vary greatly according to the volume of rainfall, together with the bathymetric and tidal characteristics of the system. These modifications of the estuarine system are characterized by names such as « marine-dominated » system, « gradient-dominated » system, « summer flood freshwater dominated » system, « atidal climatic » (= seasonally conditioned) system. No strict salinity limits are included in ROCHFORD's classification, and the systems proposed by European workers are, on the whole, not mentioned.

The classification of estuarine (and other brackish) areas was also discussed in the same year, 1951, by HEDGPETH, who especially called attention to the difficulties in reconciling the European scheme with the hydrographical regime of those coastal waters which are subjected to marked seasonal salinity oscillations. An extreme example of this feature is the Laguna Madre, a large shallow lagoon on the coast of Texas, where, after severe summer droughts, the salinity may rise to more than 100 $^{0}/_{00}$; other such waters are the Putrid Sea on the coast of the Azov Sea and the Bitter Lakes region of the Suez Canal. For waters with such an unusually high salinity the term metahaline is proposed. HEDGPETH stresses that the Laguna Madre and similar adjacent waters have a fauna which is recruited from the sea, namely from the mesohaline waters of nearby bays; accordingly, such regions belong to the brackishwater system rather than to the system of inland saline and alkali

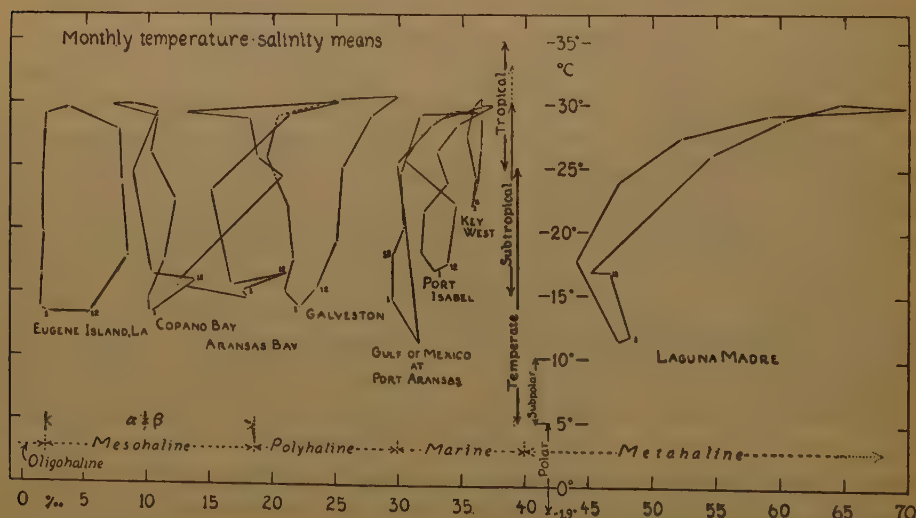


FIG. 1. - Hydroclimagraphs (salinity-temperature polygons). After HEDGPETH 1953.

S, ‰
30
20
10
0.2

Kolbe
Euhalobien
Mesohalobien
Oligohalobien

Redeke
Sea water
Polyhaline
β
α
Mesohaline
Oligohaline
Brackish water

Brockmann
high sea
brackish marine littoral
upper
lower
Sea water
Brackish water

Remane
Marine region
brackish-marine
typical brackish water
brackish-limnic

Hiltermann
Sea water
brachyhaline sea water
pliohaline
mesohaline
miohaline
oligohaline
Brackish water

Fresh water

Fig. 2. - Comparison of some of the classifications of brackish waters. After Rottgardt 1952, as redrawn by Hedgpeth 1953.

ponds with their characteristic fauna of insect larvae, phyllopods and distinctive copepod suites. As an aid to the comparison of ecological conditions in various estuarine waters, Hedgpeth proposes the use of « hydroclimagraphs », i.e. climagraphs with plots of salinity against temperature for the year (cf. fig. 1). Comparison of such graphs from various regions indicates their great diversity and the ensuing difficulties of using a common terminology, even when if it consists of descriptive phrases of the type proposed by Rochford. The salinity spectrum is said to be open to the same objections. No further terminology is proposed by Hedgpeth:

« Terminology too often conceals more than it reveals, especially when applied to such a complex and variable situation as an estuary, and our present knowledge does not justify any terminological straitjackets ».

In a paper on the brackishwater and marine fauna off the coast of Texas, also published in 1951, Ladd uses the Redeke-Välikangas term polyhaline in referring to the more saline parts of the coastal bays of the area and their fauna.

As a further contribution made in 1951 to the question of salinity classi-

fication, a paper by DAY may be mentioned which refers to estuaries in South Africa. In connection with an extensive discussion of estuarine life in general, he states as follows:

« On the basis of the above evidence and from what we have observed in South Africa, it would appear that the maximum changes in estuarine faunas are associated with salinities of 25, 15, 5 and 0.1 per thousand. The stenohaline marine component disappears when the salinity falls from the seawater value to about 25 per thousand. The euryhaline marine component can tolerate lower salinities, but is much reduced below salinities of 15 per thousand and disappears at about 5 per thousand. The estuarine component is widely distributed between salinities of 25 and 5 per thousand but can tolerate a wider range than this. The freshwater component is found between salinities of 0.1 and about 5 per thousand ».

In a work, published in 1952, on the bearing on paleontological problems of the micro-organisms found in sediments of the present Baltic and North Sea, ROTTGARDT gives a diagram of some salinity classifications, including those advanced by BROCKMANN in 1940 and HILTERMANN in 1949 (see fig. 2).

In a comprehensive work on the zoogeography of the north-western Gulf of Mexico, published in 1953, HEDGPETH repeats and further develops his views on salinity classification given in 1951. As regards the systems created by European workers, he remarks, as did PETIT and SCHACHTER (1951), that these classifications vary with the local conditions known to the classifier; further, that in all such systems the boundaries should be considered as zones of transition rather than as sharp limits; the most conspicuous phenomenon in such a transition is the increased gradient. According to HEDGPETH, the variations in salinity which prevail in the bays and estuaries of Texas and Louisiana forbid the application of neat schemes of classification to the water types.

« Such classifications may indeed imply distinctions which do not exist. It is necessary there to emphasize the differences in run-off and tidal variations (estuaries), and environments whose stability supports a similarly stable terminology (brackish waters). »

The differences in the fauna, especially in the distribution of sessile lamellibranchs, are considered more reliable indices of the « normal » conditions found in various Texas bays (« *Rangia* waters », « Oyster waters »), and reference is given to similar classifications by other workers. As a term for highly saline waters, besides « metahaline », proposed in his paper of 1951, HEDGPETH uses hypersaline as a synonym. The fauna of the Laguna Madre is compared with that of hypersaline lagoons in other parts of the world and a comparative table of salt compositions given. In passing, the need for a synthesis of all the information available concerning such lagoons is emphasized.

In 1953, EKMAN also contributed to the discussion on salinity classification. In his « Zoogeography of the Sea » a system is suggested which is mainly based on that by REDEKE-VÄLIKANGAS; however, the terms « oligohaline », « mesohaline » and « polyhaline » are used not only for brackish but also for marine

waters; in this connection the limit between the brackish and marine zone is lowered as suggested by REMANE, and the marine zone widened upwards. EKMAN's system is given below:

Zone	Salinity, ‰
Fresh water	0 — 0.5
Oligohaline brackish water . . .	0.5 — 3
Mesohaline » » . . .	3 — 10
Polyhaline » » . . .	10 — 17 (20 ?)
Oligohaline sea water	17 (20 ?) — 30
Mesohaline » »	30 — 34 (?)
Polyhaline » »	> 34 (?)

EKMAN's arguments for his modifications are as follows:

« VÄLIKANGAS includes also water which above is called oligohaline seawater, in brackish water and calls it polyhaline brackish water. The brackish water, which above is called polyhaline, he calls pleiomesohaline. One must, however, agree with REMANE (1940), in spite of DAHL's criticism, that ' polyhaline brackish water ' (above called oligohaline seawater) is not brackish as far as its fauna and flora are concerned. It is a mixed zone with a predominating element of euryhaline sea animals. VÄLIKANGAS and BRATTSTRÖM strongly emphasize the fact that the most important boundary in the Baltic is to be found at 8-10 salinity, that is between Darsser Ort and Gjedser which represents the southwestern boundary of the Baltic proper. The change proposed above gives the term ' polyhaline brackish water ' a new meaning of course, but we are thus able to avoid the division of the mesohaline fauna into two subdivisions, which VÄLIKANGAS' system entails, i.e. meio- and pleiomesohaline. This division is logically unsatisfactory since the subdivisions show more marked difference between themselves than the main divisions meshohaline and polyhaline. To call, as sometimes happens, polyhaline brackish water simply ' polyhaline water ' is not correct since ordinary sea water is naturally more polyhaline than polyhaline brackish water. »

In a work on the fungus flora (group Oomycetes) of marine waters, also published in 1953, HÖHNK uses a somewhat modified REDEKE system, putting the upper limit of the oligohaline zone at 7 ‰, which seemed him to correspond better with the results achieved.

In a paper on the ecology of the « étangs » of southern France, published in 1954, PETIT, in discussing the salinity factor, modifies his statement of 1951 that earlier classifications are applicable only to those waters for which they were created; in actual fact, the continued biological and hydrographical work in French waters seems to suggest a system which combines those proposed by REMANE for the Baltic and by BRUNELLI for Italian lagoons; the new classification comes especially close to the former. PETIT's, and, for comparison, also REMANE's system, are given below (the values refer to total salinity, ‰).

REMANE

« Rein marines Gebiet »	35 — 16.5 (15)
« Marin-brackiges Gebiet »	16.5 (15) — 8 (10)
« Typisches Brackwassergebiet »	8 (10) — 5
« Limnisch-brackiges Mischgebiet »	5 — 3
« Süsswassergebiet »	3 —

PETIT

« Milieu sub-marin »	36 (38) — 15
« Milieu pré-saumâtre »	15 — 9 (9.5)
« Milieu saumâtre proprement dit »	9 (9.5) — 5
« Milieu pré-limnique »	5 — 3 (2.5)

In addition, PETIT, following BRUNELLI, speaks of « hyperhaline » waters with a salinity exceeding that of the sea. He remarks that the fauna of such areas includes a number of animal species which were earlier considered typical of brackish waters and that the general ecology of these areas is little known but no doubt of great interest.

An account by D'ANCONA on fishing and fish culture in brackishwater lagoons, published in 1954, by FAO, includes some points which may be noted in the present survey. D'ANCONA refers to the proposal by REMANE to put the lower limit of the marine zone at 16 (16.5) ‰, but holds that in the Mediterranean water with a salt content of about 30 ‰ must certainly be defined as brackish. The need for a strict salinity system is stressed and a comparative table of those advanced by REDEKE, VÄLIKANGAS and BRUNELLI given.

« REDEKE's classification, used together with the modifications of VÄLIKANGAS, is the most followed, and can be accepted with slight reservation. ... Another criterion which can be used for the classification of brackish waters is the geographic, according to which brackish water connecting with the sea, or of recent marine origin, can be separated into brackish seas, mouths of rivers and estuaries, and littoral lakes and brackish lagoons. »

In connection with studies on the distribution of *Nereis diversicolor* in relation to salinity, which were performed in Baltic and diluted Danish waters and published in 1955, R. SMITH also touches upon the problem of salinity classification. He uses the system of REDEKE-VÄLIKANGAS, but also mentions EKMAN's classification of 1953. The following comments deserve to be quoted:

« I have elected not to follow the EKMAN system because it seems more likely than the older system to lead to confusion as a result of repetition of adjectives, by the use of generally accepted terms in new quantitative meanings, and by the restriction of the term ' brackish ' to a portion of the range of salinities which it has been taken to cover during long usage. There is much to be said for retaining the general term oligo-, meso-, and polyhaline to describe waters of low, intermediate, and higher salinities, respectively, and keeping ' seawater ' for those salinities above 30 ‰ which characterize the open seas (here some modification of the VÄLIKANGAS system may be needed). ' Brackish ' can be

omitted as a classificatory term and the boundaries of the oligo-, meso-, and polyhaline left somewhat flexible, to be adjusted by zoogeographers to fit local conditions (in which it is necessary to state specific salinities anyway). It seems possible that the upper limit of a mesohaline body of water, as judged on faunistic grounds, would be somewhat different in a warm brackish sea than it is in the Baltic, to which both of the above systems rather specifically apply.

It should be noted that the limits of the meio- (' less ') and pleio (' more ') mesohaline of VÄLIKANGAS have been determined on the basis of Baltic faunas; these divisions thus represent a regional adaptation of the more widely applicable but less precise term mesohaline. EKMAN's divisions seem to embody the same ideas, but have gone beyond the concept of a characteristic (or ' true ') brackishwater fauna to express the idea that the waters inhabited by this characteristic fauna are the ' true ' brackish waters, a somewhat doubtful logical step ».

In a study of the ecology of barnacles in the estuary of R. Miramichi, eastern Canada, also published in 1955, BOUSFIELD states as follows:

« Other benthic and planktonic organisms associated with the barnacles probably react similarly to low salinities. The distribution of these forms tends to conform to a subdivision of the estuary into zones of salinity of the REDEKE-VÄLIKANGAS type. This system, originally based on studies in the Baltic Sea (of relative stable salinity) is less easily applied to the Miramichi estuary which has pronounced vertical stratification and wide seasonal fluctuations in salinity. Based on the salinities at mid-depths during average conditions of river flow, the estuary is divisible into the following zones of salinity:

Fresh water and oligohaline brackish (less than 3 parts per thousand).
Mesohaline-brackish (3 to 16.5 ‰).
Polyhaline-brackish (16.5 to 26 ‰).
Lower limit of marine water (27 to 28 ‰). »

As a third publication of 1955, an article by LILLELUND, on an almost isolated lagoon on the Baltic coast of Germany, should be mentioned. This water (Sehlendorfer Binnensee) is characterized by strikingly unstable hydrographical conditions; occasional, seasonal, and annual oscillations being very marked. The chlorinity ranges from about 2 to about 6 g/l. Within the lagoon, three zones are nevertheless distinguishable, also with respect to the flora and fauna. On account of the instability of the salinity, LILLELUND finds it difficult to apply the classification of REDEKE to these zones, and uses for them new names, viz. « polythalass », « mesothalass » and « oligothalass »; they have a relative meaning and no chlorinity limits are given. The mesothalassic zone is characterized not only by intermediate conditions with regards to chlorinity, but also by especially strong fluctuations of this factor.

In 1956, DAHL for the second time contributed to the discussion of the classification of marine waters according to salinity, in a paper especially devoted to this subject and entitled « Ecological salinity boundaries in poikilohaline waters ». In the field concerned, this publication is of outstanding importance, being an attempt to survey and evaluate our whole present knowledge of existing biological and hydrographical facts. The main points of the paper (18 pages) are summarized below.

1) Like SMITH, DAHL uses the terminology of REDEKE-VÄLIKANGAS and rejects the system proposed by EKMAN in 1953.

« Not only does it apply widely accepted term in an entirely new sense (e. g. mesohaline and polyhaline brackish water), but it also burdens any paper dealing with these waters with endless repetitions of the suffixes ' brackish water ' and ' sea water ', which could previously often be left out without any danger of misapprehension. »

2) The arguments of 1949 against REMANE's (and EKMAN's) view that the polyhaline brackish water zone of the REDEKE-VÄLIKANGAS system is marine in nature are repeated and elaborated. On the basis of a statistical treatment of fauna lists, DAHL regards it as evident that in the Cattegat-Öresund area, at about 30 ‰ salinity all the more stenohaline species have already been weeded out and only a limited number of euryhaline marine species remain (in the interval between 34 and 30 ‰ a reduction of 75 % of the marine species has taken place). Furthermore, he holds that the polyhaline zone also has positive features, although few if any brackishwater animals are restricted exclusively to polyhaline water.

« As a rule their range covers at least part of the mesohaline zone, sometimes the oligohaline zone as well. Some of them will also be found occasionally in waters with a salinity above 30 ‰, which is hardly surprising considering the euryhalinity of brackish-water species. The essential difference between a polyhaline brackish water species and a euryhaline marine species is that the brackishwater species seems unable to establish itself successfully in a stable marine environment (cf. SMITH on *Nereis diversicolor*) even if its salinity tolerance per se would not prevent it from doing so (cf. DAHL 1948). It appears as if figuratively speaking they had to pay for their great tolerance to various environmental variations by a reduced power of competition in stable habitats where more stenotope animals are able to thrive. »

As an outcome of his discussion, DAHL maintains that in the so-called Transition Area (Outer Baltic — Cattegat) a well defined polyhaline zone in the sense of REDEKE and VÄLIKANGAS can be discerned.

DAHL proceeds to survey the result of recent and earlier work in other areas where a salinity of the polyhaline type prevails: Texas and adjacent waters (HEDGPETH, LADD, etc.) and southern England (PERCIVAL), the Kola Fjord (GURJANOVA, SACHS & USHAKOV), etc. As a result of this comparison, DAHL states that a border area, lying in the average salinity interval 15-20 ‰, has been found by most of the writers concerned. In comparison with the sea, the number of marine species is greatly reduced and there is a positive characterization by brackishwater (« poikilohaline », see below) species. « The interval 15 (— 20) — (25 —) 30 ‰ can be termed polyhaline. »

3) Special attention is paid, with regard to salinity classification, to the degree of stability of the ecological factor concerned. DAHL suggests that all those estuarine and brackish waters dependant on the sea for their salinity should be termed poikilohaline. Against these poikilohaline waters stand the two homoiohaline environments, viz. fresh water and the sea.

Some physiographical differences between more stable brackish and typical estuarine conditions which are of such great ecological importance and generally reflected in the composition of the fauna, are summed up in tabular form and the necessity of finding a means to express the oscillations of salinity stressed (i. e. the hydroclimagraphs of HEDGPETH are referred to).

4) The last section of DAHL's paper, « Subdivision of poikilohaline waters », deserves to be quoted in full:

« Even if the border lines between homoiohaline and poikilohaline waters are generally more evident ecologically than any subdivisions within the poikilohaline waters themselves, the results obtained in brackish and estuarine waters throughout the world indicate that there exists as a rule a faunistic and floristic subdivision corresponding to certain salinity intervals. The limits between these intervals are never very sharp, rather they are to be regarded as zones of gradual but more rapid transition in the composition of plant and animal congregations (cf. VÄLIKANGAS 1933, REMANE 1940, HEDGPETH 1951). In very small bodies of water with great and violent changes of salinity such as salt-marsh ponds these subdivisions tend to become obliterated or at least to assume a pattern different from that of ordinary estuarine and brackish areas (NICOL 1935), and e.g. the REDEKE-VÄLIKANGAS system cannot be applied to them.

With due respect to such exceptions, I think, nevertheless, that of all the various system proposed to cover the field of poikilohaline ecology, the terminology of Redeke with additions of the metahaline zone proposed by HEDGPETH (1951) is the one most readily adapted for universal application. I think it is of minor importance in this connection that a limited number of writers used some of REDEKE's terms in a sense entirely different from the original one.

It must be understood that I do not mean that any rigid application of the system of REDEKE should be possible. It appears, however, as if *there exists an ecological foundation for a general subdivision of poikilohaline waters into oligohaline, mesohaline, and metahaline zones, which are roughly equivalent everywhere but the more exact delimitations of which must be worked out for each separate area.* Here follows some comments on the different subdivisions, as apparent from the various investigations quoted in this paper...

First a poikilohaline system in open communication with the sea will be considered.

The metahaline interval. In those cases where a metahaline habitat occurs it will be satisfactorily defined by the discussion in the previous section. Waters with a salinity above 40 — 45 ‰ are to be considered metahaline, and their fauna is, on the whole, an impoverished one.

The polyhaline interval. The fact that a border area lies in the average salinity interval 15 — 20 ‰ is stated by most of the writers quoted in section 3 or can be deduced from their results. In comparison with the sea the number of marine species is greatly reduced and there is a positive characterization by poikilohaline species. The interval 15 (— 20) — (25 —) 30 ‰ can be termed polyhaline.

The mesohaline interval. Another boundary seems to lie somewhere between 5 and 8 ‰ salinity. NICOL (1935) and DAY (1951) mention 5 ‰ as a critical salinity, GURJANOVA, SACHS and USHAKOV (1930) 7 ‰, PERCIVAL (1929) and PETIT and SCHACHTER (1954) 8 ‰. This roughly corresponds to the lower border of the pleiomesohaline zone of VÄLIKANGAS (1933). It appears to be justified to regard the interval between 5 (— 8) and 15 (— 20) as the mesohaline interval. It is very well characterized by poikilohaline species, has a number of euryhaline marine species but very few euryhaline fresh water forms.

The oligohaline interval. The results obtained in areas outside the Baltic appear to indicate that the meiomesohaline zone discerned by Välikangas (1933) should rather be referred to the oligohaline part of the poikilohaline system, which should then cover the salinity interval of (0.1 —) 0.5 — 5 ‰. At least the general results tend to point this way, but a future subdivision may be necessary, as indicated by the results of e.g. Petit and Schachter (1954) who include the insects into their list of species. On the whole it appears as if the insects would have to play an important part in any future subdivision of the oligohaline interval (cf. Lindberg 1948) and so no doubt will the micro-fauna. The oligohaline fauna consists of some poikilohaline species, numerous fresh-water and few euryhaline marine species.

In a system with small or only temporary interchange with the sea poikilohaline conditions will, at least in extreme cases, be extended to cover the whole of the salinity spectrum. The subdivision of the polyhaline waters will be roughly the same, but, as indicated by the diagramm fig. 4, there will be no homoiohaline marine interval to separate the metahaline and polyhaline zones, for if the salinity fluctuations are large enough an are with an average salinity of e. g. 34 ‰ will have a poikilohaline, not a marine fauna. »

The figure referred to above is given as fig. 3 in the present account.

In the « Treatise on Marine Ecology and Paleoecology » (1957, publ. by the Geol. Soc. of America) several points already mentioned in the present survey,

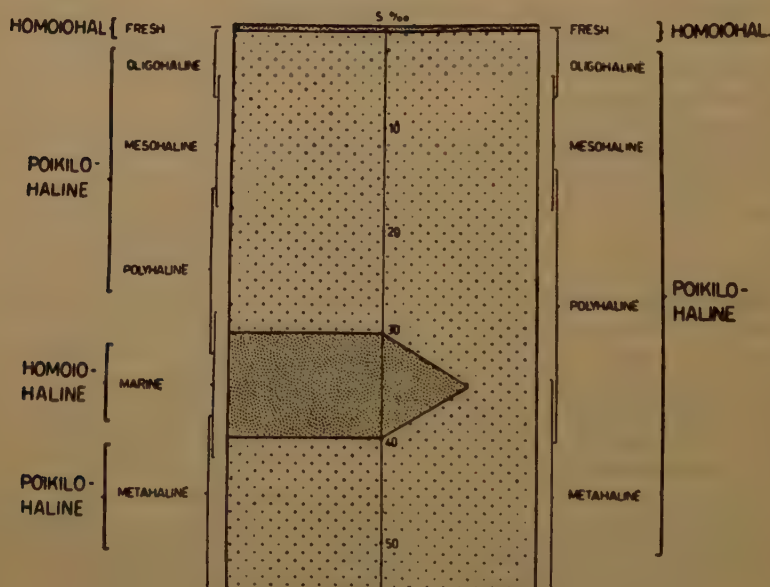


Fig. 3. - The figure given by Dahl (1956) for illustrating his classification of waters according to salinity.

« A diagrammatical representation of the relationship between poikilohaline and homoiohaline bodies of water as well as of the ecological subdivision of poikilohaline waters with respect to salinity. The left half of the diagram represents a poikilohaline system in free communication with the ocean, the right half shows the effect of a decreasing interchange between the ocean and the poikilohaline body of water. »

i. e. terms such as « marine », « brackish », « estuarine », « metahaline », and the European work on salinity classification are touched upon (HEDGPETH, in Part I, p. 23 ff., Part II, p. 99). In an article on the bays of the Texas coast, the terms « polyhaline » and « hyperhaline » are used (LADD, HEDGPETH & POST, in Part II, p. 599 ff.), and the ecological features of the latter type of marine waters — the last to have been considered by hydrobiologists — thoroughly treated (HEDGPETH, in Part I, p. 711 ff.). The following quotations may be given from the last-mentioned article.

« A hypersaline lagoon may be defined as an environment more or less directly connected with the sea, in which salinities are concentrated to values greater than 40-50 ‰ by an excess of evaporation over fresh-water inflow. ... The hydrographic characteristics of hypersaline lagoons are in some ways the reverse of those of estuaries. ZERNOV (1949) recognized five types of maritime salt lakes, ponds, etc., according to their salinity characteristics. Hypersaline lagoons fall into his « ultrahaline » type, which he characterized as having salinities from 47 to 300 ‰; this scheme thus includes both lagoons and salterns. While the salinity of 47 ‰ is probably as acceptable as any particular value for the threshold concentration of a hypersaline lagoon, the fact that it is a body of water in some way connected with the sea must also be included in the definition.

Environments of this character occur along the shores in the tropics and subtropics throughout the world, but have yet to be studied in adequate detail. Except for the greater total concentration of salts, the composition of hypersaline lagoons is similar to that of sea water; in contrast, inland brines or alkali waters are much higher in carbonates and have different Ca: Mg ratios.

The populations of these lagoons consist of limited aggregations of organisms recruited from the inhabitants of estuaries. Only in exceptional cases are inland-brine or salt pond organisms found, and, in so far as known, there is no characteristic endemic hypersaline component. The absence of such a characteristic brine-loving form as *Artemia* from such environments as the Laguna Madre and the lakes of the Suez Canal is probably the result of the presence of cyprinodont fishes which eat them — i.e., ecological. The absence of *Ephydra*, the brine fly characteristic of saltern and inland brines, from such situations may also be result of ecological competition...

In summarizing our still incomplete knowledge of the fauna of marine-derived brines, we can say that this fauna is recruited principally from groups of organisms already well represented in the sea, and at the same time from species adapted to estuaries and brackish waters. Copepods, polychaetes, mollusks, and fishes are particularly abundant, but several other highly successful groups, including sponges, hydroids, and echinoderms, are absent or represented by only a few species. Thus it appears that the same faunal elements that have not been able to penetrate fresh water successfully are also limited from hypersaline environments. The most pronounced ecological peculiarity of these hypersaline lagoons, apart from their high salinities, is the allochthonous nature of a large part of the fauna. Few species reproduce successfully, and the bulk of the populations, especially of the larger forms, is maintained by continuous migration or is carried by water movements from the neighbouring sea. The high summer temperatures of such environments, as well as the high salinities, probably inhibit the reproduction of many of the species. There also seems to be a tendency toward dwarfing of species in these environments. When the lagoons are cut off from the sea the difficulties of maintaining natural populations are even greater, and the fauna is reduced to a very few species, usually consisting of entomostracans, mollusks and cyprinodont fishes. »

In a paper of 1957 on the salinity tolerance of Nereid polychaetes, R. SMITH once more touches upon the classification of environmental salinity regimens and proposes, primarily as a basis for discussion and comparison, the following ecologically distinct types (cf. ROCHFORD):

1. Marine environments, in which the chlorinity is ca. 17 gm/l. or higher and in which the concentration does not vary significantly.

2. Marine-dominated environments, as in the lower reaches of estuaries, in which the chlorinity varies tidally, but where the range of variation is not great and includes concentrations much of the time equal to sea water.

3. Typically estuarine environments, where tidal and seasonal salinity variation is large, and where salinities as high as sea water may or may not be encountered periodically.

4. Tide-less brackish environments, where salinities are always less than that of sea water, and where salinity reduction is seasonal and often of long duration. Examples include the Baltic and Caspian Seas, Chilka Lake (India), etc.

5. Lacustrine or fresh-water environments, having minimal salinity at all times, and, of course, showing no tidal or seasonal variation in salinity.

As regards the reasons for regional differences in the zonation of the fauna (and flora) of diluted waters, three statements may be quoted which refer to the role of temperature and hydrochemical factors:

(1) KINNE (1957):

« Temperature like salinity, also influences intensity of vital processes and environment resistance. In general, lowering of the temperature results in a reduction of metabolism and in an increase of resistance. A rise in temperature brings about an increase of vital processes and simultaneously a lessening of resistance. Between the physiological effect of temperature and of salinity, there exists a close relationship, the temperature-salinity-relation (TSR) as I have called it in a recent paper (1956): temperature can change (enlarge, narrow, or shift) the salinity range, and salinity can change the temperature range of a species. The effect of a given temperature depends on the salinity and vice versa. »

(2) SIMMONS (in a paper of 1957 on the ecology of the Laguna Madre, Texas):

« When high salinity and low temperature coincided, many forms not normally tolerant of hypersalinity were present. Some of these were blue crabs, amphipods, flounder and redfish. In a similar fashion many such as the bivalves tolerated extremely high water temperature provided salinity was low. Thus, it may be stated that high salinity and high temperature combine to limit the number of species. »

(3) SCHLIEPER (in the Summary of a paper on the thermal and osmotic resistence of isolated gills of *Mytilus edulis*, 1956):

« Die Hitzeresistenz (Überlebenszeit bei 35° C) des Kiemengewebes der Nordsee-Miesmuschel in Meerwasser von etwa 30 ‰ Salzgehalt (477 mMol/l) ist etwa doppelt so gross wie die der Ostsee-Miesmuschel in Brackwasser von 15 ‰ Salzgehalt (233 mMol/l).

Die Hitzeresistenz wird ausserdem in Brackwasser von der Höhe der Alkalinität und dem Calciumgehalt des enthaltenen Süsswasser positiv beeinflusst.

Hält man bei Verdünnung des Meerwassers auf die Hälfte der ursprünglichen Salzkonzentration den Calciumgehalt konstant, so bleibt die Hitzeresistenza des Kiemengewebes praktisch unverändert.

Erhöhung des Calciumgehaltes im Meerwasser auf das doppelte bewirkt eine starke Zunahme der Hitzeresistenza des Kiemengewebes.

Auch die osmotische Resistenz des Kiemengewebes (Überlebenszeit in Brackwasser von 30 mMol/l) hängt stark vom Calciumgehalt des Mediums ab. Sie ist um so höher, je grösser der Calciumgehalt des Mediums ist.»

A work «Die Biologie des Brackwassers» by Prof. A. Remane and Prof. C. Schlieper is in preparation. The former has been kind enough to send to the present author some pages from the manuscript with a bearing on salinity classification (1).

After having surveyed the salinity tolerance of organisms, Remane states:

«Das Salzgehaltsspektrum der Lebenwesen umfasst also den Bereich von 0 bis etwa 270 ‰ (300 ‰). Es ist üblich, nach Naumann ein solches Spektrum aufzuteilen in einen Oligotypus, einen Mesotypus und einen Polytypus. Für viele Faktoren, z. B. Temperatur, pH, ergibt sich dann, dass die meisten Organismen den Mesotypus eines Umweltfaktors besiedeln und mit zunehmender Annäherung an die Extreme an Artenzahl abnehmen. Wollte man eine solche Einteilung für den Salzgehalt durchführen (etwa Oligotypus 0-100, Mesotypus 100-200, Polytypus 200-300), so ergäbe sich das überraschende Resultat, dass über 99 % aller Organismen dem Oligotypus angehören, denn in dessen unterem Bereich liegt sowohl Meer als auch Süsswasser. Diese beiden repräsentieren nun eigene hohe Optima des Lebens, getrennt sind sie durch ein eigenartiges Milieu: das Brackwasser.

Eine erste Forderung ist es, dieses Brackwasser zu definieren. Es darf hiergei nicht vergessen werden, dass Definitionen nur Hilfsmittel der Wissenschaft sind, wobei die praktische Brauchbarkeit und die Konvention entscheidend sind.

Eine Differenz bezieht sich auf die Frage, ob Brackwasser ein mit Meerwasser gemischtes Süsswasser sein soll oder ob auch die Binnensalzgewässer mit mittlerem Salzgehalt Brackwasser genannt werden dürften. Redeke (1933) definiert: «Brackwasser ist ein Gemisch von Süsswasser und Meerwasser s. str.», schliesst also die schwachsalzigen Binnengewässer aus. Da aber die Lebewesen dieser Binnengewässer fast alle dieselben sind, die auch in brackigen Seewässern am Meeresstrand vorkommen, ist für den Biologen eine Trennung untunlich. Ich bezeichne daher alle Gewässer mittleren Salzgehaltes als Brackwasser.»

Remane's own present view on the question of salinity classification is as follows:

Zone	Salinity, ‰
Freshwater	0 — 0.5
Oligohaline	0.5 — 3
Meiomesohaline	3 — 8 (10)
Pleiomesohaline	10 — 18
Polyhaline (brachyhaline)	18 — 30
Euhaline	30 — 40 (45)
Hyperhaline	> 40-45

(1) Since the present survey was written, the work by Remane and Schlieper has appeared.

The following comments are given:

« Den Ausdruck ' Brackwasser ' habe ich in dieser Übersicht vermieden, weil eine Einigung über seine Grenzsetzung nicht erzielt ist. Ich halte aber die Zusammenfassung von Oligo- und Mesohalinikum als Brackwasser für die beste Verwendung dieses Ausdrucks.

Der Ausdruck euhalin ist nach der Bezeichnung KOLBES « euhaline Diatomeen » für Formen, die in 30-40 ‰ vorkommen, gewählt; hyperhalin nennt HEDGPETH die Gewässer mit einem Salzgehalt von über 40-50 ‰. Das Gebiet scheint noch zwei Unterbezirke zu enthalten, denn zahlreiche Tiergruppen, die in hyperhaline Gewässer vordringen, erreichen ihre obere Grenze im Bereich 60-90 ‰, so nach HEDGPETH bei 60 ‰ die Hydromedusen, Nemertinen, Decapoda, Brachyura, ferner die Rotatorien und Oligochaeten, die aber nach meinen Erfahrungen noch höhere Bereiche besiedeln, bei 70 ‰ die Nematoden, bei 80 die Copepoda, Gastropoda, Fische (75-85), Muscheln (60-80 ‰) und Cirripedia (60-80 ‰). Über 100 ‰ kommen vor Protozoa, Turbellarien 139 ‰, Polychaeten 139 ‰, *Artemia* und eine Reihe von Insekten und Insektenlarven....

Ich glaube, diese Terminologie bewahrt eingebürgerte Namen, vollzieht aber die notwendige Gliederung, wie sie für biologische Betrachtungen erforderlich ist. Differenzen in der Grenzsetzung von 1-2 ‰ in den höheren Stufen sind zunächst nicht su vermeiden und für den Biologen vielleicht auch nicht wichtig. »

***

As emerges from the data given above, present views on salinity classification, in a strict sense, are all fundamentally based on the REDEKE system; as a matter of fact, its underlying concept that the subdivision of brackish water into an oligohaline, a mesohaline and a polyhaline zone corresponds to biological facts has proved to be largely justified. On the other hand, however, we have found that several proposals for modification and further development of the classification, as well as for new terms, have later been advanced, and it cannot be wondered if to those working today in the field concerned, the situation appears bewildering. It seems, therefore, highly desirable that, on the basis of a thorough discussion of the whole matter, the Venice Symposum should result in agreement on a system which could thereafter be recommended for universal use.

SUMMARY

In the paper the various classifications of brackish waters are reviewed. It is shown that all systems used today are fundamentally based on the classification proposed in 1922 by the Dutch biologist REDEKE; as a matter of fact, its underlying concept that the subdivision of brackish water into an oligohaline, a mesohaline, and a polyhaline zone corresponds to biological facts has proved to be largely justified. Nevertheless the present situation is far from satisfactory, because several proposals for modification of REDEKE's system, as well as for new terms, have been advanced. Hence, a thorough discussion of the whole matter seems highly desirable and the author expresses the hope that the Symposium to be held in Venice should result in an agreement on a system which could thereafter be recommended for universal use.

RIASSUNTO

Classificazione delle acque salmastre - Revisione storica

Nel lavoro sono sottoposte a revisione le varie classificazioni delle acque salmastre. Si dimostra che tutti i sistemi usati oggi sono fondamentalmente basati sulla classificazione proposta nel 1922 dal biologo olandese Redeke; effettivamente, il suo concetto informatore, che la suddivisione delle acque salmastre in una zona oligoalina, una mesoalina e una polialina corrisponda a fatti biologici, è stato provato essere largamente giustificato. Ciò nondimeno la situazione presente è lungi dall'essere soddisfacente; sono state perciò avanzate varie proposte per modificare il sistema di Redeke, come pure per riproporlo in nuovi termini. Di qui, una completa discussione di tutto l'argomento sembra sommamente desiderabile, e l'Autore esprime la speranza che il Simposio che si tiene a Venezia si concluda con un accordo su un sistema che possa in seguito essere raccomandato per l'applicazione universale.

REFERENCES

Beadle, L. C. 1943. Osmotic regualtion and the faunas of inland waters. Biol. Rev. *18*, pp. 172-183.

Bousfield, E. L. 1955. Ecological control of the occurrence of barnacles in the Miramichi estuary. Nat. Mus. Canada, Bull. *137*, 69 pp.

Brockmann, Chr. 1940. Diatomeen als Leitfossilien in Küstenablagerungen. Westküste II (2/3), Kiel.

Brunelli, G. 1929. Limnologia e ricerche lagunari. Verh. int. Ver. Limnol. *4*, pp. 249-251.

Brunelli, G. 1933. Ricerche sugli stagni litoranei. R. C. Accad. Lincei, Cl. Sci. fis. mat. nat., ser. 6, vol. XVII, 1 sem., fasc. 3, pp. 246-249.

Dahl, E. 1948. On the smaller Arthropoda of marine algae, especially in the polyhaline waters of the Swedish west coast. Unders. Öresund 35, Lund, 194 pp.

Dahl, E. 1956. Ecological salinity boundaries in poikilohaline waters. Oikos *7*, pp. 1-21.

D'Ancona, U. 1954. Fishing and fish culture in brackish-water lagoons. F.A.O. Fish. Bull. VII (4). 28 pp.

Day, J. H. 1951. The ecology of South African estuaries. I. A review of estuarine conditions in general. Trans. Roy. Soc. S. Afr. XXXIII (1), pp. 53-91.

Ekman, S. 1953. Zoogeography of the sea. London, Sidgwick and Jackson.

Halme, E. 1944. Planktologische Untersuchungen in der Pojo-Bucht und angrenzenden Gewässern. I. Milieu und Gesamtplankton. Ann. Zool. Soc. Zool. - bot. Fenn. Vanamo *10* (2), 180 pp.

Hedgpeth, J. W. 1951. The classification of estuarine and brackish waters and the hydrographic climate. Rep. Comm. Treat. Mar. Ecol. Paleoecol. *11*, pp. 49-54.

Hedgpeth, J. W. 1953. An introduction to the zoogeography of the northwestern Gulf of Mexico with reference to the invertebrate fauna. Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas *3*, pp. 107-224.

Hedgpeth, J. W. 1957. II. Biological aspects. Ch. 23, Estuaries and Lagoons, by K.O. Emery and R.E. Stevenson, Treatise Mar. Ecol. Paleoecol., Vol. *1*, Ecology, pp. 673-749 (Mem. Geol. Soc. Amer. *67*).

Heiden, H. 1902. Die Diatomeen aus den postglazialen Ablagerungen des Warnemünder Hafenbaus. Mitt. Grossh. Mecklenb. Geol. Landesanst. *14*, pp. 7-33.

HILTERMANN, M. 1949. Klassifikation der natürlichen Brackwässer. Erdöl u. Kohle *2*, pp. 4-8.

HÖHNK, W. 1953. Studien zur Brack- und Seewassermykologie. III. Oomycetes: Zweiter Teil. Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven *2*, pp. 52-108.

JÄRNEFELT, H. 1940. Beobachtungen über die Hydrologie einiger Schärentümpel. Verh. int. Ver. Limnol. *9*, pp. 79-101.

KINNE, O. 1956. Über Temperatur und Salzgehalt und ihre physiologisch-biologische Bedeutung. Biol. Zbl. *75*, pp. 314-327.

KINNE, O. 1957. A programmatic study of comparative biology of marine and brackish-water animals. Année Biol. *33* (1/2), pp. 87-92.

KNIPOVICH, N. M. 1932. Hydrobiologische Untersuchumgen im Asowschen Meere. Abh. Fischerei-Exped. Asowsch. Meer u. Schw. Meer *5*.

KOLBE, R. V. 1927. Rur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. Die Kieselalgen des Sperenberger Salzgebietes. Pflanzenforschung *7*, 143 pp.

LADD, H. S. 1951. Brackish-water and marine assemblages of the Texas coast, with special reference to mollusks. Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas *2* (1), pp. 125-164.

LILLELUND, K. 1955. Über Untersuchungen im Sehlendorfer Binnensee. Arch. Hydrobiol., Suppl. *22* (3/4), pp. 426-432.

LUTHER, H. 1951. Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland. I. Allgemeiner Teil. Acta Bot. Fenn. *49*, 176 pp.

MÖLDER, K. 1944. Studien über die Ökologie und Geologie der Bodendiatomeen in der Pojo-Bucht. Ann. Bot. Soc. Zool.-bot. Fenn. Vanamo *18* (2), 202 pp.

NIENBURG, W. & KOLUMBE, E. 1931. Zur Ökologie der Flora des Wattenmeeres. II. Das Neufelder Watt im Elbmündungsgebiet. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel *21*.

OYE, P. VAN 1920. Note sur les micro-organismes de l'eau saumâtre du Vieux Port de Batavia (Java). Ann. Biol. Lac. *10*, pp. 207-216.

PETIT, G. 1954. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. Vie et Milieu *4* (4), pp. 569-604.

PETIT, G. & SCHACHTER, D. 1951, Le problème des eaux saumâtres. Année Biol. *27* (7), pp. 301-311.

REDEKE, H. C. 1922. Zur Biologie der niederländischen Brackwassertypen. (Ein Beitrag zur regionalen Limnologie). Bijdr. Dierk. Amsterdam *22*, pp. 329-335.

REDEKE, H. C. 1933. Über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. Verh. Int. Ver. Limnol. *6* (1), pp. 46-61.

REMANE, A. 1934. Die Brackwasserfauna. Verh. Deutsch. Zool. Ges., pp. 34-74.

REMANE, A. 1940. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord-und Ostsee. Tierwelt der N.- u. Ostsee *1*, 238 pp.

REMANE, A. & SCHLIEPER, C. 1958. Die Biologie des Brackwassers. Die Binnengewässer Bd. XXII. Stuttgart.

ROCHFORD, D. J. 1951. Studies in Australian estuarine hydrology. I. Introductory and comparative features. Austr. J. Mar. Freshw. Res. *2*, pp. 1-116.

ROTTGARDT, D. 1952. Mikropaläontologisch wichtige Bestandteile recenter brackisher Sedimente an den Küsten Schleswig-Holsteins. Meyniana (Veröff. Geol. Inst. Univ. Kiel) *1*, pp. 169-228.

SCHACHTER, D. 1954. Contribution à l'étude hydrographique et hydrologique de l'étang de Berre (Bouche-du-Rhône). Bull. Inst. Océanogr. Monaco *1048*, 13 pp.

SCHLIENZ, W. 1923. Verbreitung und Verbreitungsbedingungen der höheren Krebse im Mündungsgebiet der Elbe. Arch. Hydrobiol. *14* (3), pp. 429-452.

SCHLIEPER, C. 1957. Über den Einfluss des Mediums auf die thermische und osmotische Resistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresf. *12* (1), pp. 37-45.

SIMMONS, E. G. 1957. An ecological survey of the upper Laguna Madre of Texas. Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas *4* (*2*), pp. 156-200.

SMITH, R. 1955. On the distribution of Nereis diversicolor in relation to salinity in the vicinity of Tvärminne, Finland, and the Isefjord, Denmark. Biol Bull. *108* (3), pp. 326-345.

SMITH, R. 1957. A note on the tolerance of low salinities by Nereid polychaetes and its relation to temperature and reproductive habit. Année Biol. *33* (1/2), pp. 93-107.

STEEMANN NIELSEN, E. 1944. Havets planteverden i ökologisk och produktionsbiologisk belysning. Skr. Komm. Danm. Fiskeri-Havunders. *13*, 108 pp.

VÄLIKANGAS, I. 1926. Planktologische Untersuchungen im Hafengebiet von Helsingfors. I. Über das Plankton, insbesondere das Netz-Zooplankton, des Sommerhalbjahres. Acta Zool. Fenn. *1*, 298 pp.

VÄLIKANGAS, I. 1933. Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. Verh. Ver. Limnol. *6* (1), pp. 62-112.

WILLER, A. 1925. Studien über das Frische Haff. I Die allgemeinen hydrographischen und biologischen Verhältnisse des Frischen Haffs. Zschr. Fisch. *23* (3), pp. 317-349.

WILLER, A. 1931. Vergleichende Untersuchungen an Strandgewässern. Verh. int. Ver. Limnol. *5*, pp. 197-231.

DISCUSSION

D'ANCONA

Dr. SEGERSTRÅLE has given us a very good introduction to our Symposium. The discussion on the main problems considered in this introductory report cannot however enter now into the details; we shall examine them during the whole series of the reports and we shall reach conclusions only at the end of the Symposium.

In my opinion the main points to be taken into consideration are the following ones:

1. Definition of brackish water.
2. Limits between brackish, sea and fresh water.
3. Subdivision of brackish waters.
4. Distinction between a static and a dynamic classification.
5. Chemical and biological definitions and classifications.
6. Typical brackish-water species.

BEADLE:

Could we at some stage in our Conference discuss the methods of measurement and of expressing salinity? Chlorinity as a measure of expressing salinity is justified for moderately diluted seawater, but for very dilute seawater and particularly for inland saline water it has no value.

A. Remane

Zoologisches Institut der Universität, Kiel

REGIONALE VERSCHIEDENHEITEN DER LEBEWESEN GEGENÜBER DEM SALZGEHALT UND IHRE BEDEUTUNG FÜR DIE BRACKWASSER-EINTEILUNG

Die Region von 0,1‰ bis 30‰ Salzgehalt ist biologisch sehr verschieden, so dass eine Teilung in Unterregionen notwendig ist. Die bekannte Einteilung von Redeke ist im Prinzip eine künstliche, da ein hydrographischer Faktor — der Chlorgehalt — zur Einteilung verwendet wurde. Solche hydrographischen Einteilungen können biologischen Grenzen entsprechen, tun es aber oft nicht (z. B. die Höhenlagen der Mytilus-, Balanus-zone usw. am Meeresstrand). Daher wurde schon von Redeke, Välikangas u.a. nach natürlichen biologischen Grenzen gesucht. Diese lassen sich auf zwei Wegen ermitteln. 1. durch Feststellung bestimmter Spezies mit enger begrenzter Verbreitung im Salzgehaltsbereich (Leitarten), 2. durch ein Studium der Assoziationen (Communities), die oft nicht graduell ineinander übergehen, sondern relativ scharfe Grenzen aufweisen.

I. Leitarten sind Indikatoren für bestimmte Salzgehalte. Sie werden also in gleichem Sinne verwendet wie die Leitfossilien in der Geologie, die als Indikatoren für bestimmte geologische Zeitabschnitte verwendet werden. Solche Leitarten für Salzgehaltsbereiche existieren in grosser Zahl, gehört doch der Unterschied zwischen Meerwasser und Süsswasser zu den stärksten biologischen Gegensätzen, die wir kennen. Es ist bekannt, dass ganze grosse Gruppen des Systems für den marinen Bereich (Brachiopoden, Radiolarien, Enteropneusta u.a.) und für den limnischen Bereich (Thecamoebina, Desmidiaceen, Lophopoda) charakteristisch sind. Aber es gibt auch Leitarten für bestimmte Brackwasserzonen, also Arten, die nach der einen Seite den vollen Salzgehaltsbereich des Meerwassers nicht erreichen, auf der anderen Seite aber auch nicht im Süsswasser vorkommen (genuine oder spezifische Brackwasser-Species); so sind z. B. die Polychaeten *Alcmaria romijni*, *Streblospio shrubsoli*, *Manayunkia aestuarina* für mesohalines und oligohalines Wasser charakteristisch, desgleichen die Schnecke *Hydrobia ventrosa* (= *baltica*), der Amphipode *Corophium lacustre* u.a. Versucht man aber die Salzgehaltsgrenzen einer Art genauer festzulegen, so ergeben sich oft Schwierigkeiten, da die feststellbare Grenze der Salztoleranz häufig regional verschieden ist. Diese Verschiedenheiten können äussere und innere Ursachen haben.

1. Äussere Ursachen.

a. Brackwassergebiete sind oft nicht nur Gewässer mit mittlerem Salzgehalt, sondern auch Gebiete mit wechselndem Salzgehalt. DAHL hat diese « Poikilohalinität » des Brackwassers stark in den Vordergrund geschoben. Nun ist es eine allgemeine Regel, dass Wechsel eines Umweltfaktors an sich die Existenz einer Art erschwert, besonders wenn dieser Wechsel unregelmässig ist. Das ist auch für den Salzgehalt vielfach nachgewiesen. H. LUTHER hat die Vorkommensgrenze vieler ins Brackwasser vordringender limnischer Pflanzen daraufhin analysiert, er fand, dass in poikilohalinen Regionen die Grenze früher erreicht wurde als im homohalinen. SPÄRCK fand das gleiche bei marinen Tieren. Die Regel, dass in homohalinen Gebieten der Toleranzbereich einer Art weiter reicht als in poikilohalinen, darf jedoch nicht bedingungslos verallgemeinert werden. Bei Organismen, die ungünstige Perioden in inaktiven Zuständen überdauern können, wie z. B. die Rotatorien, Cladoceren, Hydroidpolypen u.a. kann die Art auch dort noch existieren, wo für sie nur eine bestimmte Zeit lang der erforderliche Salzgehalt herrscht. Dann kann die Art im poikilohalinem Gebiet weiter reichen als in einem homohalinen mit gleichem durchschnittlichen Salzgehaltswert.

Aus dieser Situation ergibt sich, dass für die Feststellung der Salzgehaltsgrenzen einer Art die homohalinen Gebiete gewählt werden müssen. Ferner ist wichtig, dass der Salzgehalt über grosse Strecken hin allmählich abnimmt, um die Störung durch aktive Wanderung und passive Verdriftung über die echte Toleranzgrenze der Art hinaus bei der Grenzbestimmung ausschalten zu können. Diese Bedingungen sind optimal in den Brackwasser-Meeren gegeben. Die Ostsee (Baltisches Meer) und das Schwarze Meer ergänzen sich hier sehr gut. Die Ostsee hat in ihrer 40-80 m mächtigen homohalinen Deckschicht eine ideale Salzgehaltsabnahme im mesohalinen und oligohalinen Gebiet, während ihre polyhaline Region in der Beltsee starken Salzgehaltsschwankungen unterliegt. Gerade diese Zone um 16-20‰ S ist im Schwarzen Meer weitgehend homohalin. Auf dieser Tatsache mag es beruhen, dass eine Reihe mariner Tierarten bzw. Gattungen im Schwarzen Meer weiter in schwachsalziges Wasser vordringt als in der Beltsee.

Es muss ausdrücklich betont werden, dass der W e c h s e l des Salzgehaltes allein keineswegs ausreicht, um die biologischen Besonderheiten des Brackwassers zu erklären. Das zeigt der baltische Raum deutlich. Die Beltsee mit ihrem stark wechselnden Salzgehalt wird noch von einer grossen Anzahl von Tieren und Pflanzen von vorwiegend marinem Gepräge bewohnt. Erst in den weitgehend homohalinen Bereichen des Ostseebeckens tritt die geringe Zahl der Arten und der relative Reichtum an spezifischen Brackwasser-Spezies ein (vgl. REMANE 1934, REMANE & SCHLIEPER 1958). In gleichem Sinne ergaben die Veränderungen des Salzgehaltes, wie sie bei der Aussüssung der Zuiderzee (vgl. BEAUFORT 1954) oder bei der geringen Salzzunahme (vgl. SEGER-

STRALE) festgestellt wurden, eine rasche und intensive Reaktion der Fauna und Flora. Der Salzgehaltswert an sich ist also von entscheidender Bedeutung.

b. Die Grenze des Vorkommens einer Art wird regional durch andere Faktoren bestimmt, als den Salzgehalt. Selbstverständlich gibt es ausser dem Salzgehalt für jede Art viele andere Faktoren, die, wenn sie zum Minimum werden, die Existenz einer Art verhindert, z. B. O_2-Mangel, Temperatur usw.

In der nördlichen Ostsee sind eine Reihe von Pflanzen und Tieren auf das Brackwasser beschränkt, während sie sonst bis ins Süsswasser reichen und grösstenteils als typische Limnobien angesprochen werden müssen. LINDBERG nennt solche Arten: Pseudohalobionten. Zu ihnen gehören Wasserkäfer (*Haliplus obliquus*, *H. apicalis*, *Noterus clavicornis* u. a.), die Schnecke *Theodoxus fluviatilis*, das Turbellar *Microdalyella fusca* nach A. LUTHER, mehrere Pflanzen (*Potamogeton filiformis*, *Najas marina*). Nach H. LUTHER verhindert das elektrolytenarme u. saure Wasser der finnischen Süsswasser das Eindringen dieser Arten ins Süsswasser. Vielleicht spielt auch die lange Vereisung eine Rolle. In der Nähe der Temperaturgrenze kann eine Beeinflussung der Salzgehaltsgrenze durch Vereisung und extreme Temperaturen dann eintreten, wenn Brackwasser auf flache Küstenstriche, Strandseen und Strandtümpel beschränkt ist.

In ähnlicher Weise können regionale Grenzen durch Biotopverhältnisse entstehen. Im Nord-Ostseegebiet sind viele Turbellarien, manche Ostracoden (*Cyprideis litoralis*) u. a. typische Brackwasserbewohner, die schon polyhalines Wasser meiden. Ihr Biotop sind Strandseen und Strandtümpel, also Stillwassergebiete mit ihren spezifischen Bodenbiotopen. Die spezifischen Bewohner solcher Stillwasserregionen des Meeresstrandes nannte KUNZ « Halolenitobionte ». In feuchten Klimabezirken sind a l l e Strandgewässer brackig. Ob eine Art tatsächlich durch den niederen Salzgehalt auf diese Gebiete beschränkt ist oder durch die Biotopeigenarten, entscheidet eine Untersuchung von Strandgewässern in ariden Klimagebieten, wo auch solche Gewässer mit hohen Konzentrationen existieren. AX fand, dass unter den Turbellarien dieser Gruppe in Südfrankreich ein Teil der Arten auch dort hohe Salzwerte meiden — sie sind also echte Brackwassertiere —, andere Arten aber in Salzgehalte bis 40 oder 60‰ dringen. Das gilt auch für *Cyprideis litoralis*. Sie sind also nur wegen ihrer Biotopgebundenheit im Nord- und Ostseeraum auf das Brackwasser beschränkt.

Schliesslich kann die Konkurrenz (competition) als biologischer Faktor eine scheinbare Salzgehaltsgrenze setzen. Dieser Fall wird vom Brackwasser zum Meere hin und vom Brackwasser zum Süsswasser hin leichter eintreten als von diesen Bezirken zum Brackwasser hin, da die geringe Artenzahl im Brackwasser den Konkurrenzfaktor herabsetzt. Die Beschränkung euryhaliner Meerestiere auf den flachen Küstenstreifen im Meere, z. B. die Arten der Macoma-Gemeinschaft, ist wohl so zu erklären.

c. Es besteht eine physiologische Koppelung der Salzgehaltstoleranz mit anderen Umweltfaktoren. Am häufigsten ist angegeben worden, dass bei höheren Temperaturen die Toleranz der marinen oder Brackwasser-Arten gegen niedere Salzgehaltswerte steigt. In der Tat liegen die Grenzen einer Anzahl mariner Tierarten oder -Gattungen im Süden bei niederen Salzgehaltswerten als im Norden, z. B. von *Branchiostoma, Melinna, Glycera, Pilumnus hirtellus, Portunus holsatus* u. a. im Schwarzen Meer verglichen mit der Ostsee. Doch gibt es auch entgegengesetztes Verhalten *(Gasterosteus aculeatus, Mesidotea entomon)*, so dass höchstens eine Regel vorliegt. Zudem kann das weitere Vordringen mariner Organismen im Schwarzen Meer auf der Homohalinie der polyhalinen Region bedingt sein. Das Problem bedarf noch eingehender physiologischer Unterzuchungen.

d. Das gleiche gilt von dem Einfluss der Jonenzusammensetzung des Brackwassers. Wasser von gleichem Salzgehalt kann sehr verschiedene Komponenten an Salzen bzw. Jonen enthalten. Diese Abweichungen treten an Flussmündungen auf, besonders stark aber in den kontinentalen Salzwässern, die keine Verbindung mit dem Meere besitzen. Dieser Faktor ist oft zur Erklärung von Grenzverschiedenheiten herangezogen worden (z. B. für die geringere Salztoleranz pontokaspischer Crustaceen im Schwarzen Meer verglichen mit dem Verhalten der gleichen Art im Kaspi-Meer [BIRSTEIN]. Fehlen submerser Wasserpflanzen im Van-See [GESSNER] usw.). Sicher ist, dass manche Arten im oekologischen Bereich unabhängig von der Salzgehaltszusammensetzung sind, z. B. *Brachionus plicatilis, Pedalia oxyure, Gyratrix hermaphroditus, Artemia,* Ephydridae, u. a. Bewohner extremer kontinentaler Salzwässer. Sicher ist, dass echte marine Arten, die in das abweichende Brackwasser des Kaspi-Meeres eingesetzt wurden oder eingewandert sind, sich dort gehalten und z. T. sogar reich entwickelt haben, wie ZENKEWITSCH gezeigt hat. Die abweichende Jonenzusammensetzung mag die Besiedelung extrem abweichender kontinentaler Salzwässer durch viele (nicht alle!) Arten verhindern, es erscheint mir aber z. Zt. wenig wahrscheinlich, dass sie in den Brackwässern, die mit dem Meereswasser in Verbindung stehen, eine grosse Bedeutung für die Grenzen mariner Organismen besitzt.

Die Grenzfestsetzungen werden in der Praxis oft dadurch erschwert, dass die Siedlungsdichte einer Tierart vom Optimum graduell nach dem Extremen abnimmt. Die höchste Siedlungsdichte liegt aber keineswegs immer in der Mitte der oekologischen Amplitude. So können echte Süsswasserarten in schwachem Brackwasser eine starke Steigerung ihrer Vorkommensdichte haben (halophye Arten), umgekehrt können marine Arten im polyhalinen Bereich eine Steigerung ihrer Quantität erkennen lassen (miophye Arten). Erst eine sorgfältige Untersuchung der Oekologie dieser Arten kann ihre Zuordnung ermöglichen.

2. Innere Ursachen

Innere Faktoren können regionale Unterschiede der Salzgehaltsgrenze herbeiführen, wenn die Art aus mehreren Rassen oder Subspecies mit verschiedener Salzgehaltstoleranz besteht. Der Nachweis solcher physiologisch verschiedener Subspecies ist nicht leicht. Die Prüfung der Resistenz erwachsener Tiere im Experiment ergibt zwar häufig, dass die Population eines Gewässers oder einer Region viel geringere Salzgehaltsbereiche erträgt als die Art insgesamt. Solche lokalen Populationen zeigen das Optimum des Gedeihens meist in dem Milieu, dem sie entstammen (HÖNCK u. a.). Diese Unterschiede innernhalb einer Art können modifikative Anpassungen sein; selbst wenn die Reaktion noch in einigen Generationen bewahrt wird, kann es sich um Dauermodifikationen handeln. Nun ist es auf der anderen Seite sicher, dass wohl fast jede Art mit bisexueller Vermehrung aus einer grossen Anzahl von verschiedenen Biotypen besteht. Diese Biotypen sind nicht nur durch strukturelle Besonderheiten gekennzeichnet, sondern sicher auch durch verschiedene Reaktionsfähigkeit gegenüber Temperatur, Feuchtigkeit und anderen Umweltfaktoren. Es ist also zu erwarten, dass auch innerhalb einer Art Biotypen existieren, die auf Salzgehaltsveränderungen verschieden reagieren. Ich erinnere an die Untersuchungen von BATTAGLIA an dem Copepoden *Tisbe reticulata* an die Untersuchungen an Sphaeroma. Von den Farbvarianten der Ascidie *Ciona intestinalis* dringt nur die rote Form in die Belt- und Ostsee vor, das gleiche gilt für die Aktinie *Urticina felina.* Wenn diese Biotypen über das ganze Areal der Art verteilt sind, ändert sich an der Verwendbarkeit der Art als Leitart für Salzgehaltsbereiche nichts, denn überall wo Brackwasser einer bestimmten Konzentration vorhanden ist, wird auch der ihm gemässe Biotyp der Art es besiedeln.

Anders ist die Situation, wenn eine Subspecies oder ein Biotyp nur eine bestimmte Region innerhalb des Gesamtareals besiedelt. Dann sind die Salzgehaltsgrenzen der Art regional verschieden. Obwohl wir erst über wenige Untersuchungen über regionale Subspecies verfügen, deren Salzansprüche genetisch bedingt sind, dürften viele Fälle verschiedener Salztoleranz auf diese Weise zu erklären sein., z. B. das Vordringen von *Gammarus duebeni* bis ins Süsswasser in England, das Vorkommen von *Cordylophora caspia* an Einzelstellen im Süsswasser, das Vorkommen einer Brackwasserform von *Pelmatohydra oligactis* im Baltischen Raum. Diese ist sogar durch eine Vorkommenslücke von der typischen Süsswasserform getrennt. Ich denke auch an die Brackwasserform von *Bosmina obtusirostris* in der Ostsee; ferner an einzelne isolierte Populationen weit oberhalb der normalen Salzgrenze, wie sie bei manchen limnischen Rotatorien und Cladoceren vorkommt. Solche «Durchbrenner» sind z. B. die Populationen von *Keratella quadrata,* die mehrfach im Plankton der Nordsee beobachtet wurden, ferner eine Population von *Chydorus sphaericus,* die ich im *Zostera*-Bestand der deutschen Nordseeküste bei 28-30‰ S fand.

Starke regionale Unterschiede der Salzgrenze sind auch von Cyclopiden gemeldet, die im Süden viel weiter in salziges Wasser vordringen als in Europa (Beadle).

Eine verschiedene Salzgrenze wird besonders dann entstehen, wenn ein bestimmter Biotypus oder eine bestimmte Rasse eine Erweiterung des Artareals durch Wanderung oder Verschleppung vollzieht. Es ist bekannt, dass die pontokaspischen Tierarten, die nach Mitteleuropa vorgedrungen sind und die Küsten der Ostsee und Nordsee erreicht haben, hier weniger weit ins Brackwasser vordringen, als im Schwarzen Meer oder Kaspischen Meer. Das gilt für *Dreissena polymorpha*, *Lithoglyphus naticoides*, *Gammarus ischnus* usw. Eine genaue physiolologische, genetische und oekologische Untersuchung dieser Arten wäre wünschenswert.

II. - Assoziationen.

Weiter als das Studium einzelner Leitarten führt die Erforschung der Assoziationen (Communities). Wie die Ergebnisse der Pflanzensoziologie zeigen, können aus ihnen sehr weitgehende Schlüsse auf die Umweltfaktoren ihres Lebensraumes gezogen werden. Das gleiche gilt für die Meeresgebiete. Der Nachweis einer Einzelart, etwa des Isopoden *Cyathura carinata* gestattet nur unsichere Schlüsse auf den Salzgehalt, ihr Vorkommen macht wahrscheinlich, dass er genüber dem Meeresgebiet herabgesetzt ist und nicht im oligohalinen Bereich liegt. Kommen aber mit *Cyathura carinata* die Amphipoden *Corophium lacustre*, *Leptocheirus pilosus*, die Tanaide *Heterotanais oerstedi* vor, so kann das Milieu mit hoher Sicherheit als mesohalin bestimmt werden. Allerdings ist im Meere das Studium der Assoziation viel schwerer als auf dem Lande, da wir die Bodenfauna meist nur indirekt und in ihrem Zusammenhang gestört zur Untersuchung bekommen.

Ein weiterer Vorteil der Assoziation ist, dass in entfernten Gebieten, in denen der Bestand an einzelnen Arten sehr verschieden ist, die Assoziationen doch noch vergleichbar sind. Überall am Meeresstrand gibt es eine Balanidenzone, eine Littorina-Zone, eine Mytilus-Zone am Strand. Die Arten, die in diesen Associationen leben, sind in Südamerika andere als in Europa und doch sind die Assoziationen oekologisch gleichartig. Das haben auch die Untersuchungen Vatova's und Thorsons' für Assoziationen der Meeresböden gezeigt.

Für die Makrofauna liegen im Anschluss an die bahnbrechenden Untersuchungen von Petersen schon gute Aufnahmen vor, die Mikrofauna ist aber viel artenreicher und lässt eine reichere Gliederung erwarten. Hier scheint es notwendig, zuerst die einzelnen Gruppen assoziationsweise zu bearbeiten. Für die Beltsee und z. T. die Ostsee liegen solche Arbeiten vor für Turbellarien (P. Ax), Nematoden (S. Gerlach), Copepoden (W. Noodt), Oligochaeten (Hagen, v. Bülow). Das intensive Studium in anderen Regionen lässt bald

eine vergleichende Brackwasseroekologie erhoffen. Zur Charakterisierung der Salzgehaltszonen ist das Verhältnis zwischen marinen Arten, Brackwasser-Arten und limnischen Arten wichtig. Neben ihnen gibt es eine geringe Zahl holeuryhaline Arten, die auf den verschiedenen Salzgehalt ihres Milieus kaum reagieren. Im Bereich Meer-Süsswasser spielen sie eine geringe Rolle, gross wird ihr Anteil in abgeschlossenen Salztümpeln, besonders in hyperhalinen Gewässern arider Klimagebiete.

Für die Einzelgebiete zwischen Meer und Süsswasser lässt sich nun der prozentuale Anteil der obengenannten Gruppen and der Gesamtzahl der Arten berechnen. Diese Werte ergeben sehr charakteristische Unterschiede in den einzelnen Brackwasser-Regionen. Das Polyhalinikum (ca. 18-30‰) enthält über 90% mariner Lebewesen, nur einige Brackwasser-Arten und unter 1% limnische Arten. Spezifische Arten für diesen Bezirk sind noch nicht sicher nachgewiesen, doch erreichen einige marine Arten hier ihr Optimum. Im Mesohalinikum dominieren noch immer marine Arten, doch erreicht der Anteil der Brackwasser-Arten hier ihr Maximum, der Prozentsatz limnischer Arten ist auch hier noch gering (unter 10%). Wie bekannt sind in diesen Werten das Pleio- und das Meiomesohalinikum recht verschieden. Erst im Oligohalinikum erreichen die limnischen Arten etwa das Gleichgewicht mit den marinen, der Anteil der Brackwasser-Arten ist noch sehr hoch. Die Berechnung dieser Prozentsätze wird bei einer Einteilung der Brackwasserzonen wichtige Hilfe leisten. Es ist zu beachten, dass die Zahlen für die einzelnen Lebensräume getrennt berechnet werden müssen, dass sie hier bei gleichem Salzgehalt sehr verschieden sein können. Im Sandboden reicht das Übergewicht der marinen Arten bis weit ins Oligohalinikum, im Plankton ist der Anteil der limnischen Arten viel höher. Höher ist bei gleichem Salzgehalt auch der Anteil limnischer Arten in Haffen (Etangs), Strandseen und Strandtümpeln, verglichen mit gleichen Gebieten des offenen Meeres.

Auch bei der Erforschung der Assoziationen ergeben sich Besonderheiten für die einzelnen Typen der Brackwasser: die Brackwasser-Meere, die Lagunen (Haffe, Strandseen, Etangs), die Aestuarien und schliesslich die mannigfachen brackigen Kleingewässer von den Felsen-Tümpeln (rock-pools) bis zu den Marschtümpeln (marsh pools). Neben diesen Gewässern steht als besonderer Lebensraum das subterrane Küstengrundwasser, das durch eine Fülle spezifischer Formen ausgezeichnet ist.

Die Besonderheiten der drei Haupttypen der Brackgewässer: Brackmeere, Lagunen und Aestuarien seien kurz dargestellt, wobei bei den Brackmeeren die Abweichungen gegenüber den typischen euhalinen Meeren, bei den Lagunen und Aestuarien die Abweichungen von den Brackmeeren angegeben werden. + bedeutet: über der Norm des verglichenen Gebietes. — unter der Norm.

Brack-Meere:

Plankton: — bis +
Bodenfauna: o bis +
Artenzahl: —
Plus-Faktoren: geringere Brandung im litoralen Gebiet
Pejus-Faktoren: Haline Schichtung, zeitweiser oder dauernder O_2-Mangel und H_2 S-Reichtum im Tiefenwasser der Mulden. Starker Salzgehaltswechsel im Übergangsbereich zum euhalinen Meer.

Lagunen:

Plankton: normal bis ++
Bodenfauna: 0 bis ++
Artenzahl: —, und zwar — stenohaline Arten, — thalassische Arten, + Halolenitobionten (da ruhige Sedimente und ruhige Oberfläche), + miophye Arten, + euryhalin limnogene Arten.
Plus-Faktoren: Nahrungsreichtum, starke Vegetation an Bodengebieten und am Ufer (Halophyten), geringe Konkurrenz (competition), geringe Brandung.
Pejus-Faktoren: Salzgehaltsschwankungen, besonders an den Randgebieten, aber bisweilen im ganzen Gebiet, Temperaturschwankungen, Temperaturmaxima, in kühlen Klimagebieten: zeitweise Vereisung, chemische Variabilität, häufiger O_2-Defizit und H_2S-Reichtum, Neigung zu Katastrophen.

Aestuarien:

Plankton: normal bis +
Bodenfauna: 0 bis +
Artenzahl: — —, es fehlen die gleichen Gruppen wie in den Lagunen, aber ausserdem die Halolenitobionten (abgesehen von Buchten), die euryhalin limnogenen Arten sind geringer, desgleichen die spezifischen Brackwasserspecies.
Unter den Pejus-Faktoren fehlt der O_2-Mangel und H_2S-Reichtum des Tiefenwassers, die Temperaturschwankungen und Temperaturmaxima sind oft geringer, dafür wirkt z. B. als neuer Pejusfaktor die Wasserströmung.

Die Brackgewässer, die mit dem Meer in Verbindung stehen, zeigen meist eine auffällige Dreiteilung. Eine variable Zone am Grenzgebiet mit dem Meer, eine mehr stabile Zone im mittleren Bereich und eine variable Zone im Grenzgebiet zu den einmündenden Süsswässern. Diese Bereiche markieren sich meist in Unterschieden der Fauna. WILLER hat die marinen beeinflussten Zonen solcher Strandgewässer als polyhalin bezeichnet. Der Ausdruck weicht von dem

polyhalinen Bereich, wie ihn REDEKE charakterisierte ab, da er nicht einen bestimmten Salzgehaltsbereich, sondern die marin beeinflussten Zonen von Strandseen mit ganz verschiedenen Salzgehalt kennzeichnet. LILLELUND nennt neuerdings diese Zone: polythalass. Wir ersehen aus dieser Tatsache, dass wir eine relative und eine absolute Einteilung der Brackgewässer benötigen: die relative würde eine Ektozone (thalassisch beeinflusst), eine Mesozone, und eine Endozone (limnisch beeinflusst) unterscheiden, die absolute die Salzgehaltsstufen. Für diese eignet sich am besten die alte Einteilung REDEKE's, nur sollten die Stufen direkt als Oligohalinikum, Mesohalinikum (mio- und plio-), Polyhalinikum, Euhalinikum und Hyperhalinikum bezeichnet werden. Die Grenzfestsetzung wird sich noch nicht genau auf einzelne Promille ziehen lassen, das wird aber möglich sein, wenn die Erforschung der so zahlreichen und interessanten Brackgewässer weiter vorgeschritten sein wird als es gegenwärtig der Fall ist.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Gliederung des Salzgehaltsbereichs Süsswasser-Meer in verschiedene Zonen kann durch Leitarten erfolgen. Als solche kommen marine, limnische und auch spezifische Brackwasserorganismen in Betracht, die sowohl nach der marinen als nach der limnischen Seite eine Grenze aufweisen.

2. In der Natur kann die Grenze gegenüber dem Salzgehalt durch äussere und innere Faktoren abgeändert werden. Äussere Faktoren sind besonders Salzgehalts-wechsel und Temperatur, aber auch 0_2-Mangel u. a. Innere Faktoren wirken bei physiologischer Rassenbildung, die noch intensiver Untersuchung bedarf. Die Festellung der Salztoleranz erfolgt am besten in Meeren mit geringen Salinitätsschwankungen, also im oligo- und mesohalinen Bereich in der Ostsee, im polyhalinen Bereich im Schwarzen Meer.

3. Weiter führt die Erforschung der Assoziationen, vor allem des Meeresbodens. Es ist wünschenswert in ihnen den relativen Anteil an marinen, limnischen und Brackwasser-Spezies festzustellen. Im Sandboden reichen marine Arten besonders weit in niedrige Salzgehalte, im Plankton limnische Arten in hohe Salzgehalte.

4. Die Verteilung der Assoziationen ist in den Typen der Brackwässer: Brackmeere, Lagunen und Aestuarien verschieden, so dass diese Gebiete getrennt verglichen werden müssen.

5. Für die Einteilung des Brackwassers ist eine absolute und eine relative Gliederung notwendig. Für die absolute Einteilung sind die von REDEKE eingeführten Bezirke: oligohalin, miomesohalin, pleiomesohalin, polyhalin, euhalin gut geeignet. Die relative Einteilung ist in Lagunen und Aestuarien wichtig. In ihnen kann eine Ektozone (marin beeinflusstes Gebiet), eine Mesozone und eine Endozone (limnisch beeinflusst) unterschieden werden.

RIASSUNTO

Diversità regionali degli organismi viventi in relazione alla salinità e loro significato per la classificazione delle acque salmastre

1. L'articolazione della transizione di contenuto salino acqua dolce-mare in diverse zone può avvenire mediante specie indice. Come tali vengono presi in considerazione organismi marini limnici e specificamente salmastri che mostrano limiti sia dal lato marino che da quello limnico.

2. In natura i limiti in confronto alla concentrazione salina possono venir modificati da fattori esterni ed interni. Sono fattori esterni particolarmente la variazione di salinità e la temperatura, ma anche la deficienza di ossigeno e altri. Fattori interni agiscono nella formazione fisiologica di razze che richiede ancora ricerche intensive. La constatazione della tolleranza salina avviene nel modo migliore nel mare con piccole variazioni di salinità, cioè nel Mar Baltico nell'ambito oligo e mesoalino, nel Mar Nero nell'ambito polialino.

3. Utile è anche l'indagine delle associazioni, anzitutto bentoniche. È augurabile l'accertamento in esse della relativa partecipazione di specie marine, limniche e salmastre. Su fondi sabbiosi le specie marine si estendono particolarmente verso bassi gradi di salinità, nel plancton le specie limniche verso alti gradi di salinità.

4. La distribuzione delle associazioni è diversa nei tipi differenti di acque salmastre, mari salmastri, lagune ed estuarii, per cui questi ambienti devono essere comparati separatamente.

5. Per l'articolazione delle acque, salmastre è necessaria una suddivisione assoluta ed una relativa. Per la suddivisione assoluta è conveniente l'articolazione introdotta da Redeke in territori oligoalino, miomesoalino, pleiomesoalino, polialino ed eualino. La suddivisione relativa è importante nelle lagune e negli estuari. In essi possono venir distinte una ectozona (territorio influenzato dal mare), una mesozona e una endozona (a influenza limnica).

LITERATURVERZEICHNIS

Ax, Peter 1951. Die Turbellarien des Eulitorals der Kieler Bucht. Zool. Jb. Syst. *80*.

Ax, Peter 1956. Les Turbellaries des Etangs côtiers du littoral Méditerranéen de la France méridionale. Vie et Milieu, Suppl. *5*.

Battaglia, B. 1958. Ecological differentiation and incipient intraspecific isolation in marine Copepods. - Biologie comparée des éspeces marines. Un. int. Sci. biol. (Ser. B) Colloq. *24*.

Beadle, L. C. 1932. J. Linn. Soc. London *38*.

Beaufort, L. F. de 1954. Veranderingen in de Flora en Fauna van de Zuiderzee na de Afsluiting in 1932.

Birstein, J. A. 1946. Some observations on the geographical distribution of Ponto-Caspian Amphipoda. Bull. Soc. Nat. Moscou, S. Biol. LI (3).

Bülow, Th. von 1955. Oligochaeten aus den Endgebieten der Schlei. Kieler Meeresforsch. XI.

Bülow, Th. von 1957. Systematisch-autökologische Studien an eulitoralen Oligochaeten der Kimbrischen Halbinsel. Kieler Meeresforsch. XIII.

Dahl, E. 1956. Ecological Salinity boundaries in poikilohaline waters. Oikos *7*.

Gerlach, S. 1954. Die Nematodenbesiedlung des Sandstrandes und des Küstengrundwassers an der italienische Küste. Arch. zool. ital. XXXIX.

Gerlach, S. A. 1954. Das Supralitoral der sandigen Meeresküsten als Lebensraum einer Mikrofauna. Kieler Meeresforsch. X.

Hagen, G. 1951. Vergleichende ökologische und systematische Untersuchungen der eulitoralen Oligochaetenfauna in Süsswasser-, Brackwasser- und Meeresgebieten Schleswig-Holsteins. Dissertation Kiel.

Höhnk, W. 1940. Studien zur Brack- und Seewassermykologie. I-VI. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven.

Lillelund, Kurt 1955. Über Untersuchungen im Sehlendorfer Binnensee. Arch. Hydrobiol. Suppl. *22*.

Lindberg, H. 1948. Zur Kenntnis der Insektenfauna im Brackwasser des Baltischen Meeres. Soc. sci. fenn. Comment. biol. X.

Noodt, W. 1957. Zur Ökologie der Harpacticoidea (Crust. Cop.) des Eulitorals der Deutschen Meeresküste und der angrenzenden Brackgewässer. Z. Morph. Ökol. Tiere *46*.

Redeke, H. C. 1922. Flora en Fauna der Zuiderzee. Amsterdam.

Segerstråle, S. 1951. The seasonal fluctuations in the salinity of the coast of Finland and their biological significance. Soc. sci. fenn. Comment. biol. XIII.

Segerstråle, S. 1953. Further notes on the increase in salinity of the inner Baltic and its influence on the fauna. Soc. sci. fenn. Comment. biol. XIII.

Spärck, R. 1936. Bundfaune i Ringköbing Fjord i Brakvandsperioden 1915-1931.

Välikangas, J. 1933. Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. Verh. int. Ver. Limnol. *6*.

Willer, A. 1931. Vergleichende Untersuchungen an Strandgewässern. Verh. int. Ver. Limnol. *5*.

Zenkewitsch, L. 1956. Neue Vertreter der Mittelmeerfauna im Kaspischen Meer. XIV Int. Congr. Zool. Proc. Kopenhagen.

DISCUSSION

Hedgpeth:

In America estuaries are studied primarily by oceanographers, and as far as I can determine, Europeans who study estuaries think of themselves as brackishwater biologists. So we have a different orientation in the U.S.A. I asked several American estuary people whether they had any opinions or strong viewpoints about the classification of brackish waters. They had none. Instead, they were concerned with a matter somewhat aside from our problem, the classification of estuaries on morphological and hydrological grounds. It is possible I think to set a proper limit to the salinity series here on a physical basis, at the point at which the gypsum or calcium sulfate begins to fall out. After that we find practically nothing of the series of estuarine or brackish water forms in the water. In highly saline waters I notice that some of the same organisms characteristic of isolated evaporation waters are found. They begin to fall out at about the time the gypsum precipitates. As for the microfauna, I think it is interesting that one of the creatures that has

just been discovered, *Hutchinsoniella,* from Long Island Sound, was at the same time found in San Francisco Bay on the opposite side of the continent. So, even in North American estuaries you can find some similarities in the microfauna.

D'Ancona:

A la différence des mers saumâtres qui ont une plus grande stabilité, les eaux lagunaires sont caractérisées par une forte variabilité. Il est donc difficile d'indiquer ici des espèces caractéristiques des eaux saumâtres, mais on peut, par contre, indiquer des espèces tolérantes des variations.

L'origine et l'âge des eaux a aussi une influence sur la formation d'espèces ou de formes saumâtres. Les formes caractéristiques de ces eaux saumâtres peuvent y être immigrées ou bien s'être différenciées localement par un processus de spéciation.

A la différence de l'observation de Remane, selon laquelle dans les lagunes le plancton est plus riche que dans la mer prochaine nous avons vu dans la lagune de Venise que le plancton lagunaire est en général plus pauvre que celui marin; cependant il peut présenter des explosions temporaires (Diatomées) et de plus il est constitué par les formes larvaires d'espèces lagunaires.

Caspers:

Auch in Aestuaren kann eine explosionsartige Massenentwicklung von Phytoplanktern eintreten, in der Elbe z. B. im Juni oder Juli. Solche dann in grosser Individuenzahl zu findenden Arten fehlen oftmals im Winter fast ganz. Gerade diese Instabilität im Auftreten der Planktonformen ist für die Brackwasserzonen in Aestuaren hervorzuheben.

Petit:

J'ai été naturellement très intéressé par le rapport du Prof. Remane. Il faut retenir tout d'abord son souci d'allier le point de vue de l'hydrologiste à celui du biologiste. D'autre part, il a insisté avec grande raison sur l'importance comparative des facteurs du milieu dans des zônes géographiquement très éloignées.

Le critère faunistique est d'une très grande importance et pour cela la considération de la microfaune est indispensable. Le nombre des espèces autrefois considérées comme typiquement saumâtres, diminue; mais il y a des espèces qui, si elles ne sont pas strictement inféodées aux salinités considérées comme caractéristiques des eaux saumâtres, se rencontrent cependant toujours, dans le gradient de salinité attribué à ces eaux.

M. Petit confirme en ce qui concerne les lagunes du littoral méditerranéen français, la remarque du Prof. D'Ancona concernant la pauvreté du plancton.

Schachter:

La définition d'une eau saumâtre dans le sens de celle proposée par le Prof. Remane me semble difficile à appliquer aux eaux saumâtres du littoral méditerranéen français; en effet, dans celles-ci la variabilité et l'instabilité de la salinité sont caractéristiques.

Dans les régions méditerranéennes, les collections d'eau saumâtre subordonnées aux facteurs climatiques, peuvent passer d'une catégorie à une autre qui peut changer de nom selon la classification adoptée.

Nous espérons que le colloque de Venise nous aidera à trouver la voie d'une classification valable pour toutes les régions du globe.

B. Havinga

Heemstede, Netherlands

ARTIFICIAL TRANSFORMATION OF SALT AND BRACKISH WATER INTO FRESH WATER LAKES IN THE NETHERLANDS, AND POSSIBILITIES FOR BIOLOGICAL INVESTIGATIONS

Large areas in the western and northern parts of the Netherlands are lying below sea level, some of them as much as 5 m below mean sea level.

Consequently salt water from the sea always tends to invade the low parts of the country, and in spite of much human effort many waters show a much higher salinity than most inland waters.

For centuries there has been a continuous struggle against the sea with the danger of periodic inundations and of chronic increase in salinity in the inland waters. Modern technical development has provided efficient weapons against these dangers.

In the northern part of the country great success has been obtained by the enclosing of the Zuiderzee. The last time that this arm of the sea caused severe inundations was in 1916, involving many casualties and enormous damage. Soon after this disaster the work of closure was started, and in 1932 the closing dam was completed.

These works allowed the maintenance of the water surface at any desired level and under all conditions. In addition the Zuiderzee was turned into a fresh water lake, a branch of the river Rhine supplying the fresh water. The water surplus stored in spring and the continuous supply from the river is now used for washing through the inland waters which formerly during summer contained water of a salinity too high for sanitary and agricultural purposes.

It is understandable that in a country where there has been so much opportunity for research on brackish water, much attention has been paid to this subject. The most prominent author was Dr. H. C. Redeke who i. e. published general reviews on the influence of salinity variations on biological phenomena (1).

The brackish water situation in the Netherlands has also attracted interna-

---

(1) Redeke, H. C., Ueber den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. Verh. int. Ver. Limnol., Bnd VI, 1933.

Redeke, H. C., Essay Review. Some recent publications on the fauna of brackish water in the Netherlands. J. Cons. int. Explor. Mer, Vol. X, no. 3, 1935.

tional interest. The congress of the International Association of Limnology, held in Amsterdam in 1932, was especially devoted to brackish water problems. The desirability of designing a generally accepted classification and of coordinating investigations was stressed at this meeting.

The enclosing of the Zuiderzee offered a unique opportunity for studying the changes in flora and fauna during the transition of a brackish water estuary into a fresh water lake. A score of biologists took advantage of this opportunity, and cooperated in this enterprise. The publications were collected in 3 volumes:

REDEKE, H. C. Flora en fauna der Zuiderzee, 1922.

REDEKE, H. C. Flora en fauna der Zuiderzee, Supplement, 1936.

BEAUFORT, L. F. de. Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee na de afsluiting, with a summary in English. 1954.

In the first two volumes a description is given of the brackish water flora and fauna prior to the enclosure, the third contains the history of the disappearance of brackish water organisms and conversely the establishment of new species following the decrease of salinity.

The enclosing of the Zuiderzee was a decisive victory in the struggle against the invasion of salt water. It furnished protection, however, only to the northern part of the country. In the southern part, the Delta of the rivers Rhine and Meuse, the salt water intrusion continued. The brackish water limit moved inward continuously, causing important damage and inconvenience to agriculture and watersupplys. The struggle against the salt water threatening in the Delta area was still more difficult than in the case of the Zuiderzee. The cataclysm of 1953 which caused the inundation of extensive areas in the southwestern part of the country encouraged the taking of measures to prevent a repetition of such a disaster, and to minimize at the same time the chronic invasions of salt water. This could only be done by closing the estuaries with dams.

Plans are now being made, and the first operations have already been started. The whole project is expected to take about 25 years.

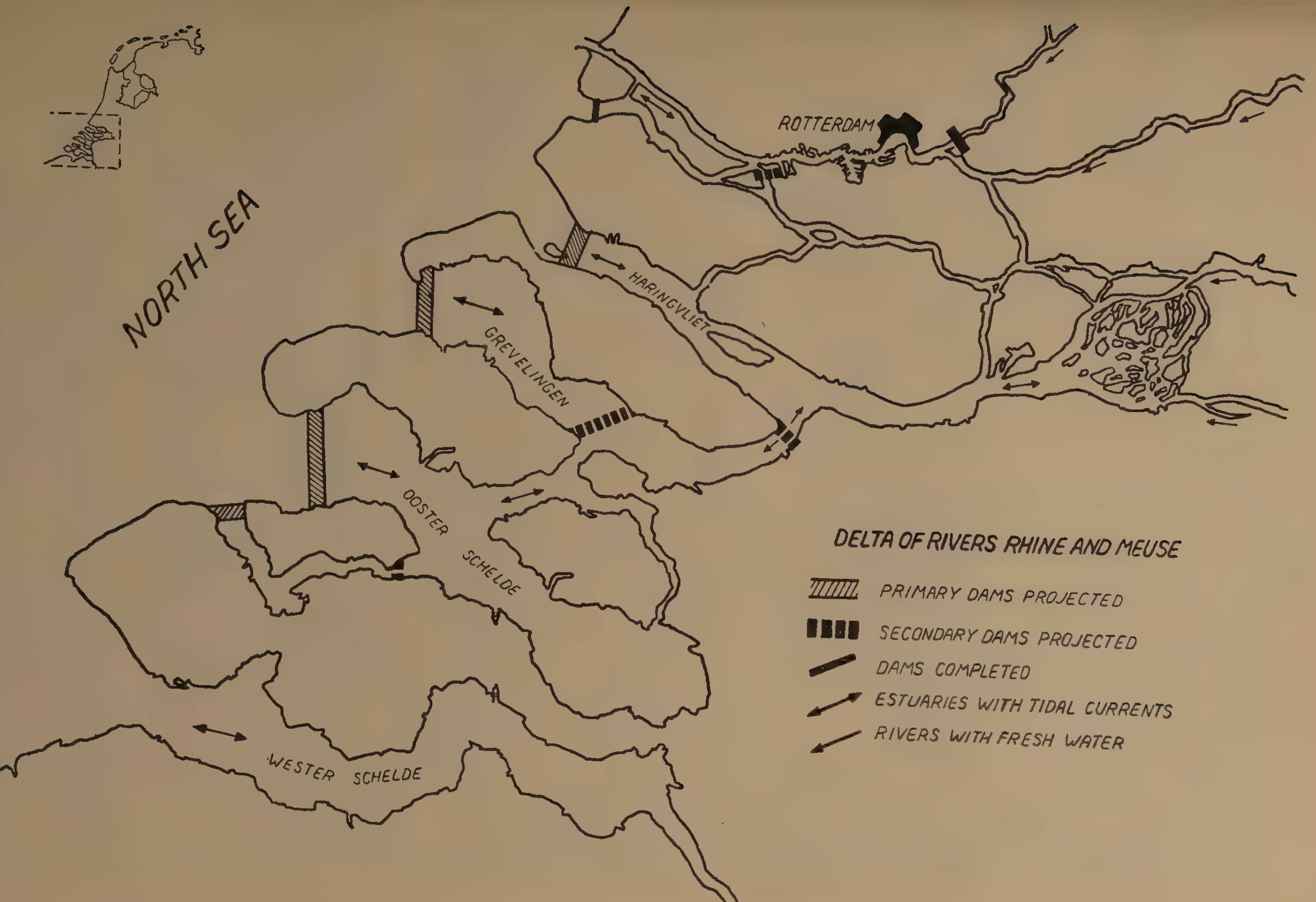
The map shows the project according to recent plans. As can be seen on the map the canal leading to the Rotterdam harbours, and the Westerschelde, which is the entrance to the Antwerp harbours, will be left open.

The water of the rivers Rhine and Meuse is at present flowing freely seawards, mainly through the Haringvliet. This estuary will be blocked by a dam with enormous sluices.

At the low or normal level of the rivers the sluices will be closed, and the water will then be forced to pass seawards through the extensive harbours of Rotterdam and the canal from Rotterdam, washing out the polluted and brackish water.

Another part of the river water is let into the Grevelingen and Oosterschelde through locks, and will turn these salt water estuaries into fresh water lakes.

When the level in the rivers is high, and there is too much water for these


NORTH SEA
ROTTERDAM
HARINGVLIET
GREVELINGEN
OOSTER SCHELDE
WESTER SCHELDE
DELTA OF RIVERS RHINE AND MEUSE
PRIMARY DAMS PROJECTED
SECONDARY DAMS PROJECTED
DAMS COMPLETED
ESTUARIES WITH TIDAL CURRENTS
RIVERS WITH FRESH WATER

purposes it will be let out through the sluices in the Haringvliet dam. These sluices will also be opened when there is ice in the rivers. Ebb and flood tides will then act again, and assist in getting rid of the ice as soon as possible. Periodically, therefore, the Haringvliet will be turned into an open estuary, at other times it will contain freshwater.

These works will of course have considerable biological consequences (1). The Grevelingen and Oosterschelde have at present a salinity only slightly lower than the coastal North Sea water. In the Haringvliet the salinity varies from seawater at the mouth to freshwater further inward.

Unique opportunities will thus be provided for studying the reactions of marine and brackish water organisms to the fading tidal currents and the decreasing salinity, and later the development of fresh water flora and fauna as the fresh water lakes are formed.

As much advantage as possible will be taken of these opportunities. An institution with a scientific staff has been established, and a special laboratory will be available. The staff is concerned exclusively with the study of the Delta waters and the changes that will occur during and after completion of the works.

The investigations during the enclosing of the Zuiderzee have shown that the study of the relation between changes of salinity and variations in the flora and fauna under natural conditions is a very difficult task. The scientist is severely handicapped by the fact that he cannot regulate his conditions as he requires and as he would like to do in a laboratory experiment. He has to accept the conditions imposed by the managers of the works. Often a considerable decrease of salinity and tidal currents will occur in a very short time, often both factors will vary together, and their influence cannot, therefore, be studied separately. Is is, however, to be expected that the experience gained with the Zuiderzee investigations will contribute much to the results of this great scientific enterprise.

I thought it might be interesting and valuable to inform the members of this international symposium of the start of this work, and of the possibilities which are developing in the Netherlands for the study of organisms in their relation to decreasing salinity under natural conditions.

---

(1) One of the severest objections to the project is the total loss of the prosperous oyster and mussel culture.

SUMMARY

In 1932 a 3000 km² part of an inland sea, the Zuiderzee, with a salinity of 10 ‰ was separated from the open sea by a closing dam, and transformed into a fresh water lake. The fresh water is now used for washing through the adjacent districts, which lie below mean sea level, and into which salt water is intruding continuously.

Extensive biological investigations have been devoted to this work. The results were published in 3 volumes, the first 2 dealing with the original brackish water flora and fauna, the last one with the disappearance of this flora and fauna, and the development of the fresh water species.

An enormous new work has now been started aiming at the closing of the estuaries of the rivers Rhine and Meuse, and one of the estuaries of the river Scheldt. These rivers are now flowing freely seaward, and the extensive estuaries contain water of a salinity varying from fresh water to sea water.

After completion a strong protection against inundations will be obtained in the low SW part of the country, and a large quantity of fresh water will be available for washing out brackish or polluted water.

Unique opportunities will thus be provided for studying the reactions of marine and brackish water organisms to the fading tidal currents and the decreasing salinity, and later the appearance and development of fresh water organisms. A special institution has been established for this purpose, and its staff will be concerned exclusively with this study.

RIASSUNTO

Trasformazione artificiale di acque salse e salmastre in bacini d'acqua dolce nei Paesi Bassi e possibilità di ricerche biologiche

Nel 1932 una porzione di 3000 km² di un mare interno, lo Zuiderzee, con una salinità del 10‰, fu separata dal mare aperto con una diga e trasformata in un bacino d'acqua dolce. L'acqua dolce è ora usata per dilavare i distretti adiacenti, che giacciono sotto il livello medio del mare e nei quali l'acqua salsa penetra continuamente.

Approfondite ricerche biologiche sono state dedicate a quest'opera. I risultati sono pubblicati in tre volumi, i primi due trattanti della preesistente fauna e flora d'acqua salmastra, l'ultimo della sparizione di queste, e dello sviluppo di specie d'acqua dolce.

Un'enorme massa di lavoro si prospetta ora con la chiusura degli estuari dei fiumi Reno e Mosa, e di uno degli estuari del fiume Schelda. Questi fiumi sfociano ora liberamente in mare e gli estuari contengono acqua di salinità varianti da acqua dolce ad acqua marina.

Dopo il completamento sarà ottenuta nella parte sud-occidentale della regione una salda difesa contro le inondazioni e sarà disponibile una grande quantità di acqua dolce per dilavare acque salmastre o inquinate.

Si offrirà in tal modo una opportunità unica per studiare le reazioni di organismi d'acqua salsa e salmastra allo scomparire graduale delle correnti di marea ed alla salinità decrescente, ed infine l'apparizione e lo sviluppo di organismi d'acqua dolce. Una speciale istituzione è stata fondata a questo scopo ed il suo personale sarà esclusivamente impegnato con tale lavoro.

DISCUSSION

HEDGPETH:

I found this report very interesting because of a similar plan involving San Francisco Bay that has frequently been discussed. Known as the Reber Plan, this proposal involves the damming off of the northern and southern ends of San Francisco Bay, turning the northern end into a freshwater reservoir and filling in the southern end, perhaps, for farmlands. There is also a plan to build a large dam somewhere just below the confluence of the Sacramento and San Joaquin rivers to prevent salt water from backing up into the agricultural lands of the delta. This might impose a very sudden transition upon anadromous fishes and may imperil their survival. As it is, much of the finest spawning water in California rivers has been dammed off so that fish no longer have access to it and we may be reaching the point where we must sacrifice these fish resources to our need for fresh water and hydroelectric power.

L. A. ZENKEVITCH

Zoological Institute of the University, Moscow

THE CLASSIFICATION OF BRACKISH-WATER BASINS, AS EXEMPLIFIED BY THE SEAS OF THE U. S. S. R.

1. The seas of the U.S.S.R., some of them entirely, and others in large part, are spacious areas having waters of relatively low salinity (fig. 1). The salinity of the White Sea is 24-30‰, of the Black Sea 18-22‰, of the Caspian Sea 12-13‰, of the Sea of Azov and the Aral Sea 10-11‰, of the Baltic, 3-8‰. In addition there are extensive areas with waters of reduced to zero salinity in and in front of the mouths of Siberian rivers (the Ob, the Yenesei, the Khatanga, the Lena, the Kolyma, and others) and also the Pechora.

2. N. M. KNIPOVICH (1938), member of the Academy of Sciences of the U.S.S.R., made an attempt to divide all the waters of the halosphere into « sea waters » and « brackish waters » on the basis of physical characteristics, i. e., the relation of the temperatures of freezing and of maximum density. The boundary between these two types of water (according to N. KNIPOVICH) is the point at which the temperature of maximum density and freezing point coincide, namely -1.33°. This point occurs at a salinity of 24.7‰ (24.695‰). When the salinity is lower the freezing temperature is lower than that of maximum density, and when the salinity is higher, the temperature of maximum density is lower than the freezing temperature. This fact is related to the vertical circulation. If we accept this division of waters into « sea waters » and « brackish waters », all the seas of the U.S.S.R. mentioned above, are of the « brackishwater » type with the exception only of a part of the White Sea.

Some authors note important changes in the fauna just at this value of salinity in the Kara and Laptev seas. E. GURYANOVA (1939, 1951) takes 24‰ as the marine limit of brackish waters for the northern seas.

3. The attempts to classify brackish waters according to the distribution of their fauna -which is a well marked and demonstrable index of salinity conditions of a given basin- are more soundly based.

4. The fauna of every sea area of relatively low salinity area consists of three main groups (fig. 2):

1) euryhaline marine

2) euryhaline fresh-water

3) brackish water, s. str. (which to some limited extent penetrates into fresh waters and into waters of normal marine salinity, but has its main distribution in low salinity waters).

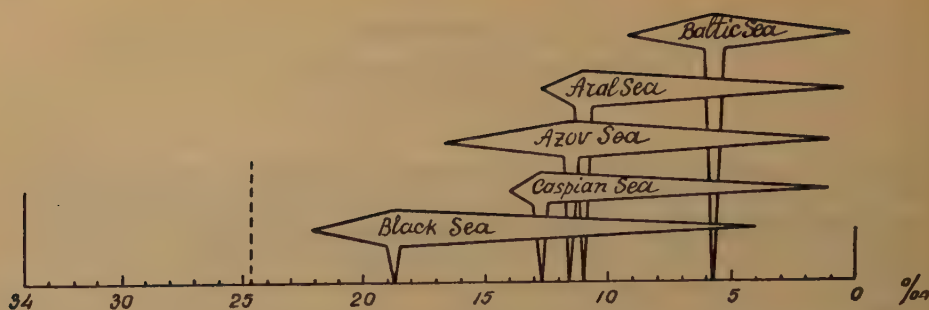


Fig. 1. - The means and ranges of salinities in the seas of the USSR.

One may subdivide the first and second groups, in turn, into two subdivisions:

a) those forms which penetrate waters of low salinity, relatively low in number and biomass, and

b) those forms which penetrate waters of low salinity, relatively high in numbers and biomass (in the Sea of Azov, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Nereis succinea* and *N. diversicolor*, *Cardium edule*, *Syndosmya ovata*, *Mytilaster lineatus*, *Corbulomya maeotica*, *Balanus improvisus*, and others; in the Black Sea, *Heteropanope tridentata* [= *Rhithropanopeus harrisi tridentatus*, *ed.*], *Rapana bezoar*; in the Baltic, *Macoma baltica*, *Eriocheir sinensis*, and many others; in the White Sea, *Zostera marina*).

5. Marine and fresh-water euryhaline forms entering sea waters of low salinity are characteristic of each system of low salinity basins, and the character of this phenomenon is subject to latitudinal zonation and depends on the temperature, dimension of the diluted water area, geological history and faunal composition of the basin.

If one observes the qualitative impoverishment of the marine fauna towards the water of low salinity, it is impossible, at least in the case of the Baltic, the Black Sea, the Sea of Azov and the White Sea, to observe any relationship between the sharp change in the falling curves of species composition and salinity values (fig. 3), but the impoverishment of the fauna of these four seas is apparent. It is necessary, furthermore, to take into consideration the very complicated and as yet entirely unexplored picture of the biocoenotic (synecological) interrelationships, which are different in various basins. Thus the attempt to work out a classification of low salinity waters according to the impoverishment of the marine fauna will inevitably be formal.

6. The use of the third group of organisms, the brackishwater fauna s. str., whose distibution is mainly associated with the water of low salinity, for classification of low salinity waters, gives a better perspective.

The actual brackish-water fauna is not widespread in the halosphere. It is especially pronounced in (1), the Baltic and in the Siberian seas from the Kara Sea to the Chukotsk Sea inclusive; in (2), the Black Sea, the Sea of Azov and especially in the Caspian Sea, and in (3), the northeastern parts of the Indian Ocean. I shall consider the first two only.

7. The formation of the actual brackish-water (s. str.) fauna, which is described by a number of authors (REDEKE, 1933; A. REMANE, 1934, 1955, 1957; S. SEGERSTRÅLE, 1951, 1958; I. VÄLIKANGAS, 1933; J. BIRSTEIN and G. BELYAEV, 1940, 1946; U. D'ANCONA, 1932, 1934; F. MORDUKHAI-BOLTOVSKOI, 1953; V. VOROBYEV, 1949; N. PANIKKAR and E. AIYR, 1939; J. HEDGPETH, 1947, 1950, and others), is connected with the long (in the geological sense) existence of the vast spaces of the marine basins, subjected to the slow processes of dilution. This process took place in Glacial and Postglacial times in the northern seas and in the Tertiary and Quaternary in the Black and Caspian

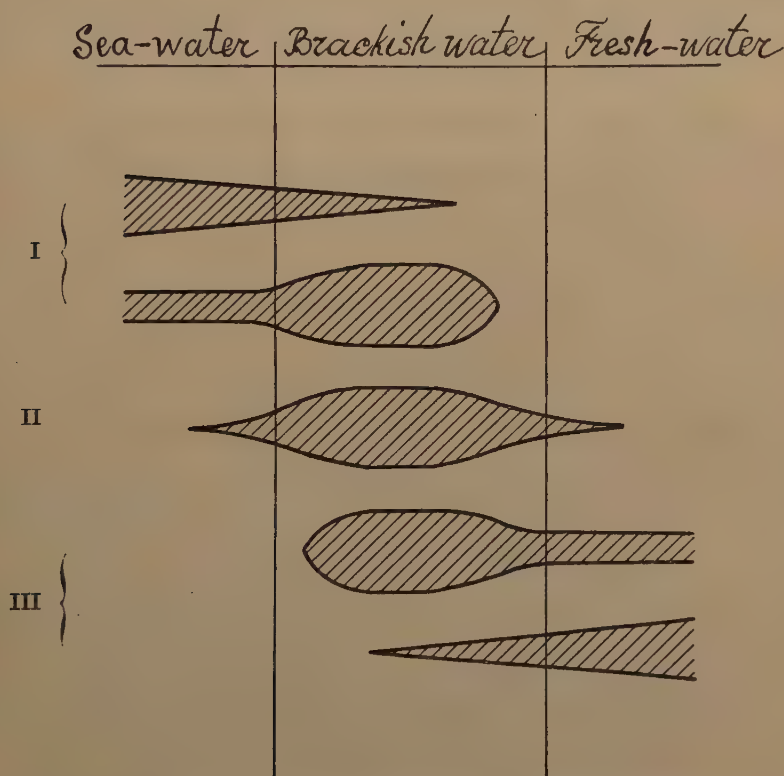


FIG. 2. - Five main faunal groups of the brackish-water basin.

1. Euryhaline marine fauna,
2. Brackish-water fauna,
3. Euryhaline fresh-water fauna.

sea basins. The actual brackish-water fauna could only be formed as the result of such a gradual development. These processes proceeded differently in the various areas however, with different durations; different faunas were affected. The relict brackish-water fauna is characterized by a considerably reduced range of euryhalinity as compared with that of the euryhaline marine fauna. This is well shown by a number of investigators of examples of both faunas which are met in the Caspian Sea. The detailed experimental research of the representatives of both faunas was carried out by A. Karpevich (fig. 4), who has shown that the brackish-water forms are markedly stenohaline as compared with the newcomers from the west (euryhaline marine). The peculiarities mentioned above determine the dispersal of these forms in the Caspian Sea. On the other hand, the experiments of R. Belyaev and J. Birstein (1946), have shown that for the Caspian brackish-water Mysidaceae, a salinity of about 15‰, and for some Gammaridae, about 20-25‰, was lethal. The most saline areas of the Caspian (20-25‰), are densely populated by euryhaline newcomers from the west: *Mugil auratus* and *M. saliens*, *Syngnathus nigrolineatus caspius*, *Cardium edule*, *Pomatoschistus caucasicus*. Of the Caspian relicts only

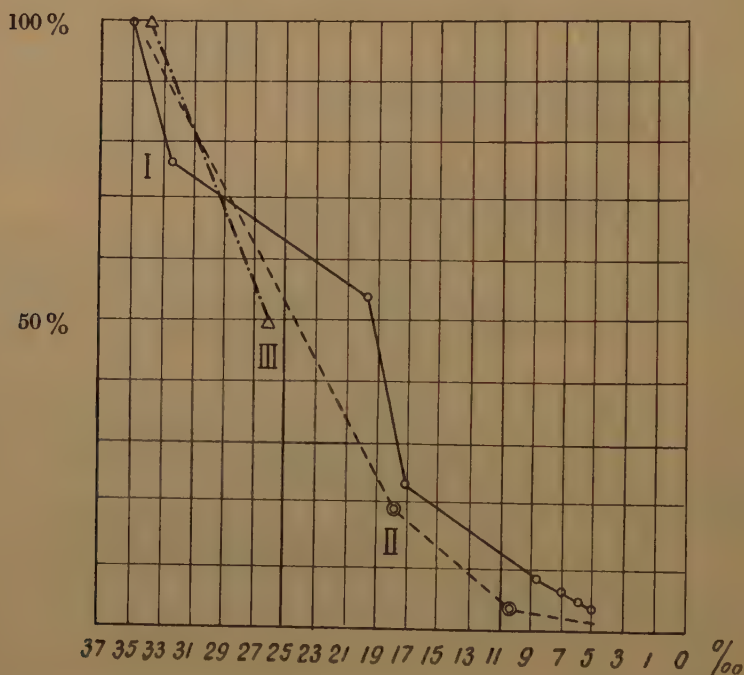


Fig. 3. - Qualitative impoverishment of the marine fauna towards the water of low salinity,

I - In the North and Baltic Seas,
II - In the Black Sea and Sea of Azov,
III - In the Barents and White Sea.

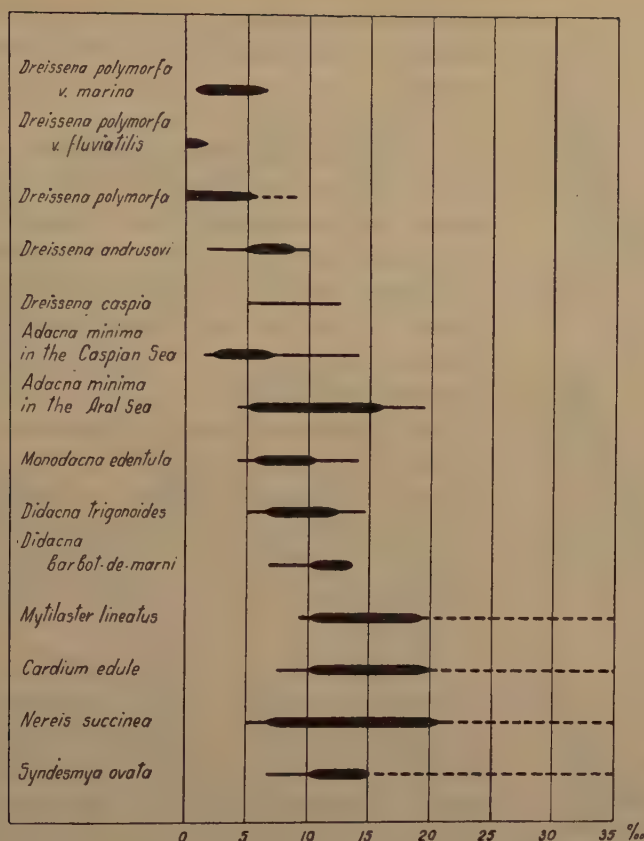


FIG. 4. - Survival of the certain species of the Bivalvia and Nereis in the Caspian Sea.

the herring *Caspialosa caspia salina* and the Crustacean *Dikerogammarus aralensis* occur in these salinities. The former is found only in the high salinity areas, while the latter is found all over the Caspian and is also particularly numerous in the Aral Sea.

N. ROMANOVA (1956) carried out an experimental study of the survival of the most numerous species of Caspian crustaceans under various salinity conditions. She divided the Caspian crustacea into three groups:

1) Species which are distributed all over the Caspian and penetrate the rivers of the Caspian basin. The salinity range is 0-13‰.

2) Species which are distributed all over the Caspian but do not penetrate fresh water. The salinity range is 2-13‰.

3) Species typical of the middle and southern Caspian. The salinity ranges is 8-20 ‰.

The experiments of both N. ROMANOVA and A. KARPEVICH have confirmed the idea of the limited ability of the overwhelming majority of the Caspian

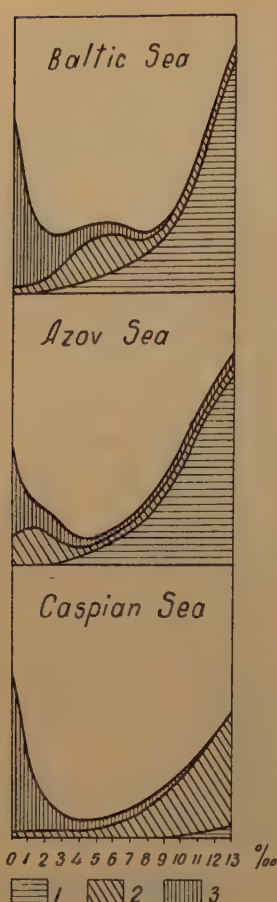


FIG. 5. - Comparison of the distribution of the Caspian brackish-water fauna in the Baltic Sea, Sea of Azov and Caspian Sea, 1. Marine fauna, 2. Brackish-water fauna, 3. Fresh-water fauna.

brackish-water crustacea to survive an increase of salinity. At salinities of 14-16-20 ‰ most of them perish.

8. The first classification of brackish waters according to salinity was developed by H. REDEKE (1922), mainly on the example of the Zuiderzee. According to REDEKE the brackish water salinity is 0.2-31.6 ‰; he divided this into oligohaline (0.2-1.9 ‰), mesohaline (1.9-18.6 ‰) and polyhaline (18.6-31.6 ‰). REDEKE's scheme is hardly applicable to the marine basins of the U.S.S.R.

S. A. ZERNOV altered the REDEKE scheme a little in 1934 for the Black Sea and the Sea of Azov. He restricted the brackish waters to a salinity range of 0.5-16 ‰. This scheme was formal, however, because the fauna does not change from fresh-water to brackish-water at 0.5 ‰, nor from the latter to the marine proper at 16 ‰.

A. REMANE (1934) has worked out the best subdivision of marine waters according to salinity. He limited brackish waters to 3-15 ‰, and the brackish-water zone proper (s. str.) by 5 ‰ and 10 (8) ‰. REMANE's scheme and the distinguishing of the brackish-fresh-water mixed zone of 3-5 ‰ are very suitable for the Baltic. This scheme must be changed a little, however, to apply to the seas of the U.S.S.R.

9. The difficulty of constructing a single scheme of classification for marine brackish waters is most clearly demonstrated by a comparison of the brackish water fauna of the Black Sea and Sea of Azov with that of the Caspian Sea. The same (in a genetic sense) relict brackish-water fauna (Pontic, Caspian), which is abundant in these basins, reveals at present a number of essential differences in the Sea of Azov and the Caspian Sea (fig. 5). The brackish water fauna which occurs mainly in salinities of 3-6 ‰ in the Baltic, is distributed all over the Caspian Sea and is driven into the very eastern corner of the Sea of Azov, where the salinity is lower than 3-4 ‰, and is mainly concentrated in the mouths of the rivers in completely fresh water (tables 1 and 2). Only *Pontogammarus maeoticus* occurs all over the Sea of Azov as it does in the Caspian. The mollusc *Caspia gmelini* that lives in the delta of the

Table 1. - The distribution of the autochthonous relict forms in the Sea of Azov and in the Don.

	The open sea	The middle part of the bay of Taganrog	The region in front of the Don mouth	The lower Don	The upper Don	The river Voronezh
Salinity	11 ‰	5-7 ‰	0-2 ‰	fresh water		
The total number of the relict brackish-water forms	7	12	25	45	9	3

Don occurs in the Caspian Sea only in the sea proper. Similar distributions are known for *Pandorites podoceroides*, *Clessiniola variabilis* (the estuary of the Dnieper), *Dreissena rostriformis* (the estuary of the Bug), and other species. There are eight representatives of other groups among the relicts of the Don, besides 38 species of Malacostraca, and only one relict polychaete in the Volga and in the Ural. Apparently the salinity of the basins in which the brackish-water fauna has developed was lower than it is at present in the north and in the south; this was favorable, under the conditions of salinity variations, to the penetration of part of this fauna, mainly crustacea and fish, into the river systems (fig. 5), and then sometimes into the new marine basins by way of the rivers (*Dreissena polymorpha*, *Cordylophora caspia* and *Corophium curvispinum* in the Baltic).

One may suppose that the variation of salinity occurred gradually in the Caspian Sea and through a number of stages in the North Polar basin, and

Table 2. - The distribution of the autochthonous relict forms in the Caspian Sea and in the Volga.

	The open sea	The northern part of the Caspian	The delta of the Volga	The middle Volga	The upper Volga
Salinity	up to 13‰	0-10 ‰	fresh water		
The total number of the relict brackish-water forms	98	62	32	9	4

TABLE 3

Normal marine salinity > 25 ‰	Low salinity 15-25 ‰	Brackish-water < 15 ‰	Fresh-water
Mesidothea sabini sabini	*M. sabini robusta*	*M. entomon glacialis* *M. entomon entomon*	*M. entomon vetterensis* *M. entomon glacialis caspius*
Pontoporeia femorata	*P. femorata* *P. sinuata*	*P. affinis* *P. sinuata* *P. weltneri*	*P. affinis affinis*
	Gammaracanthus loricatus loricatus	*G. loricatus*	*G. loricatus lacustris* *G. loricatus caspius*
Pseudalibrotus glacialis *P. nanseni*	*P. litoralis*	*P. caspius birulai*	*P. caspius* *P. platycerus*

that this influenced the distribution of the fauna. For example, E. GURYANOVA has shown this very vividly with the distribution of 12 genera of Isopoda and Amphipoda into forms of similar species and subspecies by zones according to salinity. These zones are: the zone of normal marine salinity; the zone of reduced salinity; the zone of brackish water and the zone of fresh water. These correspond to salinities of approximately > 25 ‰, 15-25 ‰, and < 15 ‰.

As an example, we offer some data from the material of E. GURYANOVA (table 3).

One may give a preliminary outline, in the most general form, and on a purely relative basis, of the following gradations of salinity for some seas of the U.S.S.R. (table 3). The salinity limits, however, do not coincide completely.

In the Caspian Sea:

0-7-8 ‰
7-8-13 ‰.

In the Sea of Azov:

0-3-4 ‰ - principal habitat
4-10 ‰ - euryhaline Mediterranean.

In the Siberian seas (diluted water zone):

0-10 ‰ - principal habitat
10-24 ‰
> 24 ‰.

SUMMARY

The above may be summarized as follows:

1. The development of a single general classification for all brackish waters does not seem possible. Such a system must be original for each basin.

2. The classification of brackish waters according to salinity gradations without taking the biological indices into account, is without sufficient real reasons and will inevitably be formal.

3. It is most reasonable to use the peculiarities of the qualitative and quantitative distribution of the actual brackish-water fauna (s. str.) to construct a brackish water system, but in this case an original classification is needed for each basin, as determined by the differences in population composition, the present conditions for existence (both biotic and abiotic) as a whole, and also the geological history of the basin in which the brackish-water fauna has been formed.

RIASSUNTO

Classificazione dei bacini ad acqua salmastra, esemplificata su quelli dell' U. R. S. S.

Si può riassumere quanto sopra come segue:

1) Lo sviluppo di una singola classificazione generale per tutte le acque salmastre non sembra possibile. Tale sistematizzazione deve essere originale per ogni bacino.

2) La classificazione delle acque salmastre secondo le variazioni della salinità senza prendere in considerazione gli indici biologici è priva di sufficienti motivi reali, e sarà inevitabilmente formale.

3) È più ragionevole usare le peculiarità della distribuzione qualitativa e quantitativa dell'attuale fauna d'acqua salmastra (in senso stretto) per ideare una sistematizzazione delle acque salmastre, ma in questo caso è necessaria una classificazione originale per ciascun bacino, determinata dalle differenze nella composizione della popolazione, le condizioni presenti d'esistenza (biotiche ed abiotiche) come un tutto, ed inoltre la storia geologica del bacino nel quale si è formata la fauna d'acqua salmastra.

REFERENCES

1. Birstein, J. A. & Beljaev, G. M. 1946. The action of the Balkash Lake on the Volga-Caspian invertebrates (In Russian, English summary). Zool. Zh. *25*.
2. Gurjanova, E. F. 1939. Contributions to the origin and history of the fauna of the Polar Basin. Bull. Acad. Sci. URSS, Classe de Sciences biologiques, n. *5*.
3. Gurjanova, E. F. 1951. Amphipods of the seas of the USSR and adjacent waters. (In Russian, English summary). Acad. Sci. USSR.
4. Knipovich, N. M. 1938. Hydrography of seas and brackwaters. (In Russian). Moscow.
5. Redeke, H. 1922. Zur Biologie der niederländischer Brackwasser-typen. Bijdr. Dierk. *22*.
6. Remane, A. 1934. Die Brackwasserfauna. Verh. dtsch. zool. Ges., Zool. Anz. Suppl. *7*.
7. Romanova, N. N. 1956. Changes de longue duré et de la biomasse des crustacés supérieurs de la mer Caspienne septentrional. (In Russian). C. R. Acad. Sci. URSS *109*, n. 2.
8. Segerstråle, S. G. 1958. A quarter century of brackishwater research. Verh. int. Ver. Limnol. xiii (*).
9. Zernov, S. A. 1934. General Hydrobiology. (In Russian). Moscow.

(*) See the survey of literature by S. Segerstråle.

Mihai C. Băcesco et Carmen Mărgineanu
Musée d'Hist. Nat. «Gr. Antipa» - Bucureşti III et Station Marine de Costantza - Roumanie

ÉLÉMENTS MÉDITERRANÉENS NOUVEAUX DANS LA FAUNE DE LA MER NOIRE, RENCONTRÉS DANS LES EAUX DE ROUMÉLIE (Nord-Ouest-Bosphore). DONNÉES NOUVELLES SUR LE PROBLÈME DU PEUPLEMENT ACTUEL DE LA MER NOIRE

Après que les premières listes faunistiques de la Mer Noire furent completées, voilà plus d'un siècle (Rathke, 1837), un des premiers problèmes qui s'est posé a été celui de la composition de la faune pontique, c'est à dire le problème de l'origine de cette faune. Les études des savants russes et soviétiques en premier lieu, celles de naturalistes roumains et bulgares ensuite, ont établis la présence d'au moins quatre catégories différentes d'élements, à savoir: les éléments méditérranéens, les éléments nordiques, les éléments ponto-caspiens, et les éléments endémiques, soit récents soit plus anciens (tertiaires).

Dès que la prépondérance des formes méditerranéennes fut établie, on s'est démandé si leur pénétration s'effectue encore de nos jours ou si elle appartient au passé géologique.

Pour résoudre ce problème, il fallait tout d'abord connaître la composition faunistique, surtout du benthos, de la zone littorale S-O de la Mer Noire. Voilà pourquoi des pionniers de l'océanographie, tels qu'Ostroumov, ont entrepris, dès la fin du XIX-e siècle, l'étude de la faune du détroit du Bosphore (porte d'entrée de la faune méditerranéenne dans la Mer Noire) et de la côte d'Anatolie (*8*, *9*).

Plus tard, c'est un autre océanographe soviétique distingué, Nikitin, qui a fait des recherches dans les eaux prébosphoriques (*6*) (1925-26), recherches qui furent reprises et complétées par Arnoldi (1935).

Le matériel récolté par Ostroumov a été étudié par lui même ou par Sowinski: d'autre matériel a fait l'objet d'une étude quantitative de la part de Nikitin (*7*); d'autre matériel enfin a été étudiée par Iakubova (*5*). Iakubova a également résumé nos connaissances sur la faune prébosphorique, et a dénombré, dans cette région, encore une vingtaine d'espèces. Malheureusement toutes ces recherches portent seulement sur le macrobenthos.

Les auteurs turcs n'ont pas encore abordé l'étude de cette intéressante région, bien qu'ils aient déjà publié de magnifiques ouvrages sur la faune côtière de la Mer de Marmara (*4*), sur la biologie des poissons migrateurs ou sur le régime hydrologique (*10*).

Afin de pouvoir suivre le processus de la pénétration de la faune bosphorique vers le N, la densité du benthos dans divers secteurs de la Mer Noire, ainsi que la migration des poissons méditerranéens vers nos eaux, l'Académie R.P.R. a entrepris en collaboration avec la Station marine de Costantza et la Station de Varna, un premier profil Constantza-Bosphore.

Les résultats preliminaires de cette exploration ont largement dépassé nos espoirs, tant en ce que concerne la composition faunistique de la région, qu'en ce que concerne la distribution quantitative des organismes.

Dans la présente note, nous allons nous occuper seulement du benthos. Nous avons éxécuté, depuis le Bosphore jusqu'à la frontière bulgare, 6 stations complètes (Trawl Siegsbi, drague, sonde-benne, puis plancton, température, courants, etc. par horizons — à des profondeurs de 60-86 m (v. tableau 1).

Tableau 1 - Liste des stations exécutées le long de côte de Roumélie, le 6-7/V. 1957.

Caractéristiques / Nos	491	492	493	494	495	496
Latitude	41°23′	41°19′	41°23′	41°32′	41°39′	41°45′
Longitude	29°11′	29°08′	28°59′	28°49′	28°39′	28°30′
Profondeur en m . .	71	62	81	84	86	83
T° de l'eau près du fond	8°2	7°	7°	7°3	7°2	7°
Salinité g/l (det. Viorel Chirila)	20,99	18,46	19,09	19,25	19,09	18,93
Courants m/sec. (det. Ing. N. Serpoianu)	365 SN	—	472 W-E	—	370 SN	—
Nature du fond . . .	± consistant; vase + sable et coquillage	± consistant; vase + sable et moules	Vase à coquilles ± consistant	Vase bleuâtre, fluide, a surface rougeâtre	Vase grise, molle à coquillage	Vase molle, à *Terebellides*

Voici quelques uns de nos résultats:

1. Bien qu'espacées de 4 à 10 milles marins seulement, et bien que peu différentes quant à la T° de l'eau du fond (7 à 8° et S‰ 19-21 g/l), nos stations présentent des associations et des densités animales tout à fait différentes.

2. La plus « bosphorique » de toutes nos stations, si nous pouvons nous exprimer ainsi, est la St. Nr. 493 (lat. 41°23′; long. 28°59′), vienent ensuite les St. Nr. 491 et 492.

3. Grâce à la sonde-benne imaginée par l'un de nous (*2*), nous avons à la fois récolté partout le macro- et le microbenthos. C'est ainsi qu'en plus

d'une quinzaine d'espèces macrobenthoniques nouvelles pour la Mer Noire (donc nouvelles également pour cette région), nous avons pu ajouter encore au moins une vingtaine d'espèces microbenthoniques, non connues dans le bassin pontique.

4. Dans la première catégorie se rangent: *Phellia elongata* Andr. parmi les Coelentérés: *Drilonereis filum, Proclea Graffii* Langerh. et *Paraonis lyra* parmi les Polychètes: *Cymodoce erythraea euxinica* Băc., *Elaphognathia Monodi* n. sp., *Pontotanais* (1) *Borceai* g. n. sp. n., *Colomastix pusillus, Siphonoecetes* sp., *Harpinia Della Vallei, Ampelisca* sp., parasitée par *Rhizorhina ampeliscae* Hansen (Copépode de la fam. Herpyllobiidae), *Ostergrenia adriatica, Ophiura texturata*, etc., parmi les Echinodermes; *Anopolodactylus petiolatus, A. Stocki* Băc., parmi les Pycnogonides, etc.

5. Dans la seconde catégorie, il faut mentioner: *Philomedes interpuncta, Cythereis Jonesii, C. antiquata*, etc., parmi les Ostracodes; *Pyrgo elongata, P. laevis* (dominantes), *Reophax scorpius*, plusieures espèces de *Lagena, Eponides repandus, Ammomarginulina* sp., *Miliolina* sp. *Bulimina* sp. et d'autres Foraminifères (v. le tableau 2), toutes nouvelles pour la faune pontique. Les Nématodes, les Rhabdoceles, etc. n'ont pas été étudiés.

6. Quant aux autres formes déjà connues des eaux pontiques prébosphoriques — et uniquement dans ces parages-là — nous avons retrouvé *Virgularia mirabilis* (Müll)), *Sternaspis scutata* (Rc.), *Phascolosoma minutum* Kfr., *Nassa brusinai* (Andr.) Mil., *Natica fusca* Blain. — en quantité impréssionante parfois: 600 *Sternaspis*/m² et plus de 20 exempl./m² de *Phascolosoma, Nassa brusinai* (St. 493), plus de 20 exempl./m² d'*Anoplodactylus* (St. 492); 500-600 *Ampelisca*/m² (St. 492).

7. Des formes, telles que *Cerianthus vestitus, Cucumaria* — très rares sur les fond du littoral roumain — à n'importe quelle profondeur on s'adresse (2) — se trouvent a raison de plus de 30 exemplaires par m² sur certains fonds prébosphoriques (St. 493-494 p. ex.). Dans une seule station (nr. 493) le trawl Siegsbi a ramassé plus de 200 *Cucumaria* en 10′, sans compter les individus qui ont pu s'échapper, les mailles de l'engin dépassant 10 mm de largeur. Ces Holothuries trouvent donc, là seulement, les conditions optima dont elles ont besoin. Il n'en est pas de même dans le secteur N-O de la Mer Noire. *Cucumaria* figure aussi parmi les formes communes rencontrées sur le littoral anatolien (NIKITIN). On ne pouvait pas trouver dans les eaux russes et encore moins le long du littoral roumain, plus de 600 *Amphiura stepanovi* par m², tandis qu'on trouve jusqu'à 1.100 exemplaires au m² dans la station 493. C'est là une densité extrêmement élevée, qui dépasse même celle d'*Amphiura filiformis* de la Mer du Nord.

---

(1) Voisin de *Paratanais* Sars.

(2) On connait en tout trois (!) exemplaires de *Cucumaria* des eaux roumaines et bulgares à la fois (3, *11*) et 5 individus de *Cerianthus* (*2*).

8. Si nous examinons de plus près les Foraminifères, on en trouve en tout 20 genres et 30 espèces dans les eaux de Roumélie. La faune y est donc 3 fois plus riche que dans les eaux roumaines (et l'étude du matériel est encore loin d'être épuisée).

Bien que nous y trouvions des formes agglutinantes, telle *Reophax* et surtout des arrenacés *(Ammodiscus, Ammomarginulina, Ammobaculites, Verneuilina)*, ce sont les formes à coquille calcaire qui dominent sur le fond prébosphorique (80%). Seules les Nonionides sont plus abondantes dans les eaux roumaines.

Quinqueloculina, Ammobaculites, Verneuilina — qui atteignent à peine 1% parmi les Foraminifères des eaux roumaines — constituent, près du Bosphore, des formes dominantes (immédiatement après *Rotalia beccarii*). Cette dernière espèce domine donc partout en Mer Noire parmi ces Protozoaires.

La présence d'un grand nombre d'espèces de *Lagena*, constitue un fait inattendu, étant donnée la préférence de ce genre pour des eaux à plus basse température. Il en est de même pour *Reophax*, *Ammodiscus* etc. et surtout pour l'association de pareilles formes avec *Globigerina*, *Nodosaria*, *Miliolina* etc., qui appartiennent aux eaux plus chaudes.

9. Dans la station 492, où abondent les Spongiaires (*Halichondria* surtout) et *Aglaophenia pluma*, abondent aussi les Pycnogonides: outre *Callipallene*, forme connues partout en Mer Noire, on trouve en nombre plus élevé encore deux espèces d'*Anoplodactylus*.

10. Pour beaucoup d'espèces, les profondeurs de 70 à 80 m, où nous les avons capturées, correspondent à des profondeurs très supérieures à celles habitées par les espèces correspondantes de la Méditerranée. C'est le cas de: *Aglaophenia pluma* avec *Arthropodaria* épizoïque, *Phascolosoma minutum*, *Anoplodactylus petiolatus*, les *Cymodoce*, les Ostracodes etc., et même pour les Polychètes et les Holothuries apodes.

11. Le facies vaseux à tubes habités par *Ampelisca* sp. (autre qu'*Ampelisca diadema*) constituant une biocénose tout à fait caractéristique pour l'horizon prébosphorique de 70-85 m, fait pratiquement défaut, plus au N. À des centaines de ces tubes élastiques/m² — parmi lesquel un faible pourcentage portaient des longs cylindres soyeux remplis d'oeufs, dont l'appartenance reste à établir — s'opposent moins de 0,1/m² pour les fonds correspondents, situés au large du littoral roumain.

12. *Nassa brusinai* - cet endémisme remarquable de la Mer Noire (1), dont la présence dans la région N-Ouest pontique doit être revisée (2) - fut

---

(1) A moins qu'elle ne soit syn. de *N. westerlundi* (Brusina) de l'Egée.

(2) V. M. Băcesco, H. Dumitresco, V. Manea, Fr. Por et R. Mayer: Les sables à *Corbulomya* (*Aloides*) *maeotica* Mil., base trophique de premier ordre pour les poissons de la Mer Noire. I. Aspect hivernal de la biocénose à *Corbulomya* des eaux roumaines. Trav. Mus. Hist. Nat. « Gr. Antipa ». I, 1957, p. 328.

capturée par centaines; *Natica fusca*, l'a été par dizaines, toujours dans la St. 493.

13. Quant aux autres formes caractéristiques de la région, nous n'avons pu trouver que des coquilles vides de *Nassa incrassata* Müll. (3 exempl.), *Aloidis (Corbula) gibba* (Olivi) - 7 exempl., et *Nucula sulcata* Bronn. (quelques valves).

Ce fait confirme la distribution inégale, en mosaïque, de diverses formes, en fonction surtout de la nature du fond, due aux conditions spéciales dans lesquelles a lieu la sédimentation qui se poursuit activement aux alentours de cet étrange «fleuve» marin, a deux courants opposés, qu'est le Bosphore.

14. Des formes communes rencontrées sur des fonds comparables en face du littoral roumain ou anatolien, p. ex. *Modiolus phaseolinus* qu'on peut trouver par centaine au/m², sont bien plus rare dans les parages avoisinant la bouche du Bosphore (maximum 22 exempl./m²). Il en va de même pour *Trophon*, *Portunus arcuatus*, *Cumella limicola*, *Nonion*, *Elphidium* etc., pour ne pas parler d'une autre profondeur préférée par les trois dernières espèces, dans les eaux roumaines p. ex.

De même que le secteur N-O de la Mer Noire — qui a un régime thermique et salin très inconstant — le secteur prébosphorique, où les conditions sont également très variables, est caractérisé par une faune spéciale. Très peu d'espèces présentent une densité sensiblement égale dans les eaux roumaine et dans celles avoisinant le Bosphore: p. ex. *Rotalia*, *Eudorella*, *Iphinoe Elisae*, *Apseudes Ostroumovi*, *Cardium simile*, *Phtysica*, *Caprella*, *Abra*, *Calyptraea*: à l'exception de *Rotalia* ce sont, toutes, des espèces peuplant la plate-forme continentale à partir de 40 m.

15. Certaines formes, comme l'a remarqué déjà IAKUBOVA, diffèrent quant à la taille; c'est ainsi que les *Calyptraea* des eaux roumaines sont plus petites et plus violacées que ne le sont celles du secteur prébosphorique: les *Amphiura stepanovi* des eaux roumaines sont plus petites et d'un rouge plus vif; les *Ampelisca* sont plus grandes etc.

16. La découverte des espèces mentionnées est également une contribution à la connaissance de la vie dans l'extrémité N-E de la grande Méditerranée. Parmi les 45 formes nouvellement déterminées par nous pour la Mer Noire aux confins du Bosphore, plus de la moitié representent également des genres nouveaux pour le bassin pontique. Dans cette catégorie se rangent, outre une moitié des Foraminifères, les genres: *Philomedes*, *Bairdia*, *Pontocypris*, *Cymodoce*, *Harpinia*, *Colomastix*, *Siphonoecetes*, *Anoplodactylus*, *Paraonis*, *Drilonereis*, *Proclea*, *Typhlamphiascus*, etc.

Ce résultat quantitatif n'est pas le seul élement important de notre étude, bien que l'établissement de la présence de plus de 40 formes nouvelles pour le secteur prébosphorique (donc pour la Mer Noire en géneral), n'est pas, non plus, chose négligeable (v. tableau 2). Cela ne fait que confirmer l'opinion d'IAKUBOVA qui écrit: «Dans l'avenir la liste des colons méditerranéens» — et nous y ajoutons ceux erythréiques aussi, venus par la Mer Rouge, tels

Elaphognathia, Cymodoce, Arca etc. — « aclimatés en Mer Noire, près du Bosphore, va s'accroître considérablement ».

Il faut souligner, outre la densité accrue, déjà signalée, de certaines espèces, la grande variabilité de la population benthique prébosphorique: des centaines de *Sternaspis*/m² dans la st. 493, tandis que pas un seul n'a été recolté dans les autres 5 stations et qu'il n'en est pas fait mention en Mer de Marmara; *Cucumaria* rencontré par dizaine/m² dans les st. 491, 492, 493, manque ailleurs. On a trouvé des centaines de *Suberites* dans la st. 490 et 492, 40 *Leptosynapta*/m² dans la st. 494 et à peine 0,1/m² dans les autres; 2255 *Pontotanais*/m² pour la st. 491, 1400 pour la st. 492; à peine présent dans les autres, etc.

Le nombre de Gastéropodes l'emporte de beaucoup sur celui de Lamellibranches dans le secteur prébosphorique entre 60-80 m. Nous avons parlé de *Nassa brusinai; Natica* y règne en maître perforant et détruisant les autres Mollusques, ainsi que ses congénères et même les Ostracodes.

Le cimetière des Bivalves perforés est là de beaucoup plus étendu que n'est celui du secteur roumain, par suite de l'attaque du *Trophon:* cette action destructive est peut être comparable — à une autre échelle — aux ravage que fit dernièrement *Rapana*, dans les bancs d'*Ostrea* et *Mytilus* des eaux russes.

Le rôle biologique des coquilles vides de ces Gastéropodes est aussi à mentionner: elles servent d'abri pour les adultes d'*Elaphognathia, Apseudes, Amphiura, Phascolosoma, Polydora, Proclea,* Nemerthes, en premier lieu pour leurs femelles ovigères. Ce sont eux qui remplacent sur ces fonds fluids-là les valves des Lamellibranches comme support pour divers épibiontes: *Aglaophenia pluma*, Bryozoaïres, Vers, *Balanus* et surtout les deux espèces de *Suberites.*

Les relations biologiques entre les diverses espèces, leur densité, leur répartition, etc., feront l'objet d'une autre communication. Divers groupes d'animaux, quelques uns réprésentés par des espéces nouvelles pour la science, seront présentés plus tard par nos spécialistes.

***

Si on cherche maintenant à établir une liaison entre les facteurs physico-chimiques et les données biologiques que nous venons d'exposer brièvement, un fait nous surprend à première vue: la température, la salinité et les courants — donc les facteurs zoogéographiques de premier ordre — surtout pour la répartition des formes benthoniques — ne diffèrent trop de ceux constatés au large du littoral roumain, à des profondeurs comparables (1): ceux-là dif-

(1) P. ex. la st. 281, 282 (v. 1, la carte) et surtout la st. nr. 499 (44°10', 30°11') 85 m. (8/V. 957), nous a donné 6° pour les eaux avoisinant le fond (75 m), une S°/oo = 19,20 g/l et un courant de 472 m/h.

fèrent peu également d'une station étudiée à l'autre, et pourtant la faune est toute autre quant à la composition et à la densité.

Seule la transparence diffère (3-4 m, en face de Constantza et 8-8,5 m dans les eaux prébosphorique à la même saison).

La composition saline, la nature des sédiments et certainement une constance plus grande de tous ces facteurs, permettent cette vie prébosphorique exubérante et singulière.

Que faut-il penser sur l'origine de cette faune ?

Trouve-t-on là des immigrants actuels, qui n'ont pas eu le temps de gagner tout le fond habitable du système littoral pontique, ou bien, ces espèces sont-elles, en partie au moins, des survivants d'un bassin moins saumâtre, correspondant à la limite du plateau continental de la Mer Noire ?

Les conditions de vie s'améliorent ou empirent elles pour des pareilles espèces dans le reste de la Mer Noire ? On connait les *Cucumaria* et les *Leptosynapta* depuis 75 ans le long des côtes de la Crimée par exemple et pourtant leur nombre ne semble pas s'accroitre, comme il fallait s'y attendre, si l'amélioration des conditions de vie allait de pair avec les années.

Le but de cette communication est donc celui d'insister sur la nécessité d'entreprendre — fait également souligné par IAKUBOVA — une étude, plus complète et plus systématique, si besoin en ayant recours à la collaboration internationale, des conditions de vie, et de cette vie elle-même, dans les eaux de la plate-forme continentale avoisinant l'ouverture du Bosphore.

Tableau 2 - Animaux caractéristiques des eaux prébosphoriques (côte de Roumélie) provenant de nos captures.

	Espèces	Eaux de la: Bulgarie	Roumanie	Crimée	Mediterranée (Adria y compris)
+	1. *Reophax scorpiurus* Mont. (1) . .	—	—	—	+
	2. *Ammodiscus incertus* (d'Orb.) . .	+	—	—	+
+	3. *Ammonarginulina* sp. (Wies.) . .	—	—	—	+
+	4. *Textularia* sp. (Defr.)	—	—	—	+ ?
+	5. *Pyrgo laevis* (Defr.)	—	—	—	—
+	6. *Pyrgo elongata* (d'Orb.)	—	—	—	—
+	7. *Miliolina* sp.	—	—	—	+
+	8. *Dentalina* sp. (d'Orb.)	—	—	—	—
+	9. *Nodosaria scalaris* (Lam.)	—	—	—	+
+	10. *Lagena laevis* f. *semistriata* (Will.)	—	—	—	+
+	11. » *hexagona* (Will.)	—	—	—	+
+	12. » *lucida* (Will.)	—	—	—	+
+	13. » *laevigata* (Reuss)	—	—	—	+
+	14. » *striata* (d'Orb.)	—	—	—	+
+	15. » *clavata* (d'Orb.)	—	—	—	+
+	16. *Bulimina* sp.	—	—	—	+
+	17. *Eponides repandus* (Fich. & Moll.)	—	—	—	—
	18. *Globigerina bulloides* (d'Orb.) . .	+	—	—	+
+	19. *Cancris* sp. (Montf.)	—	—	—	—
+	20. *Cibicides lobatulus* Walk & Jacob.	—	—	—	—
+	21. » *refulgens* (Motf.)	—	—	—	—
+	22. *Suberites carnosus* var. *Heinrothi* Arnd.	+	—	—	?
+	23. *Phelia elongata* Andr.	—	—	—	+
	24. *Virgularia mirabilis* O. Müll. . .	—	—	—	+
+	25. *Rhizorhina ampeliscae* Hans. . .	—	—	—	—
	26. *Phascolosoma mintum* Kfr. . . .	—	—	—	+
+	27. *Paraonis lyra* South. (2)	—	—	—	—
+	28. *Drilonereis filum* (Clap.)	—	—	—	+
+	29. *Proclea Graffii* Langer.	—	—	—	—
+	30. *Polydora antennata* Clap.	—	—	—	+
	31. *Sternaspis scutata* (Ranc.)	—	—	—	+
+	32. *Cythereis Jonesii* Baird.	—	—	—	+
+	33. » *antiquata* Baird. . . .	—	—	+	+
+	34. *Philomedes interpuncta* Baird. . .	—	—	—	+

Espèces	Eaux de la:			
	Bulgarie	Roumanie	Crimée	Mediterraneé (Adria y compris)
+ 35. *Pontocypris* sp.	—	—	—	+
+ 36. *Bairdia* sp.	—	—	—	+
+ 37. *Pontotanais Borceai* n. g. n. sp.	—	—	—	—
+ 38. *Elaphognathia Monodi* n. sp.	—	—	—	—
+ 39. *Cymodoce erythraea* ssp. *euxinica* Băcesco	—	—	—	—
+ 40. *Cymodoce* aff. *Tattersalli* Torelli (3)	—	—	—	+
+ 41. *Colomastix pusillus* Gr.	—	—	—	+
+ 42. *Harpinia Dela Vallei* Chevr.	—	—	—	+
+ 43. *Siphonoecetes typicus* Kr.	—	—	—	+
+ 44. *Ampelisca* sp. (nec *A. diadema*)	—	—	—	?
45. *Corphium* sp. (4)	—	—	—	+
+ 46. *Anoplodactylus petiolatus* (Kr.)	—	—	—	+
+ 47. » *Stocki* Băc.	—	—	—	—
48. *Nassa brusinai* (Andr.)	—	—	—	—
49. *Natica fusca* Blain	—	—	—	—
50. *Arca lactea* L.	—	—	—	+
51. *Modiolus adriaticus* Lam.	+	?	+	?
52. *Corbula gibba* Olivi	—	—	—	+
+ 53. *Ophiura texturata* Lam.	—	—	—	+
54. *Leptosynapta inhaerens* (O. F. Müll.)	—	+	+	+
+ 55. » aff. *decaria* (Oster.)	—	—	—	—
+ 56. *Ostergrenia adriatica* Hed.	—	—	—	+
57. *Pandocia singularis* Gun.	—	—	—	+
+ 58. *Typhlamphiascus confusus* (T. Scott)	—	+	—	—
+ 59. *Stenhelia reflexa* (Br. & Rob.)	—	+	—	—
+ 60. *Ectinosoma finmarchicum* (T. Scott)	—	—	—	—

(1) Précédées d'une + = Formes nouvelles pour la région et pour la Mer Noire.
(2) 27 à 30 - espèces déterminées par Hélène Dumitresco
32 à 36 - » » » Francisca E. Caraion
41 à 43 - » » » Dr. Serge Cărăuşu
58 à 60 - » » » Francisc Por.
(3) Les représentants du genre Cymodoce (Crustacés Isopodes) de la Mer Noire. Vie et Milieu, IX, 1958.
(4) Une autre espèce que celles citées déjà en Mer Noire.

RÉSUMÉ

Les Auteurs consignent les premiers résultats d'une étude des 6 stations quantitatives executées, en Mai 1956, sur les fonds avoisinant l'entrée du Bosphore (v. Tableau 1). On donne une liste de 60 espèces identifiées, dont plus de 45, nouvelles pour la Mer Noire; une douzaine, nouvelles pour le bassin de la Méditerranée et 5 autres, nouvelles pour la science (v. Tableau 2).

C'est dans la st. 493 (v. Tableau 1) qu'on a trouvé la faune la plus riche et la plus variée. Certaines espèces atteignent dans les eaux prébosphoriques des densités maximales, telles *Cucumaria* (30 individus/m^2), *Amphiura* (1100/m^2) pour la st. 493. *Sternaspis* et *Ampelisca* (jusqu'à 600 individus/m^2), puis *Phascolosoma, Nassa* (*Cyclope*) *brusinai* (une vingtaine au m^2), pour la st. 492.

On cite maintenant les premiers éléments du microbenthos (15 espèces de Foraminifères, 3 Harpacticoïdes, 5 Ostracodes).

La plupart des espèces qui vivent dans les eaux roumaines aussi, ont, dans les parages prébosphoriques, une autre répartition bathyale; forment d'autres associations et ont une toute autre densité (*Cerianthus, Cucumaria, Modiolus, Apseudes, Nonion, Elphidium, Cumella, Callipallene*). Quelques unes des espèces sont voisines des espèces de la Mer Rouge (*Cymodoce, Elaphognathia*); d'autres sont d'origine nordique (les Copépodes p. ex.).

On discute ensuite le problème de leur origines sur ces fonds-là.

RIASSUNTO

Elementi mediterranei nuovi per la fauna del Mar Nero, rinvenuti nelle acque della Rumelia (Nord-Ovest del Bosforo). Nuovi dati sul problema del popolamento attuale del Mar Nero

Gli Autori espongono i primi risultati dello studio di 6 stazioni quantitative eseguite nel maggio del 1956 sui fondi vicini all'ingresso del Bosforo (v. tav. 1). Viene dato un elenco di 60 specie identificate, delle quali più di 45 nuove per il Mar Nero, una dozzina nuove per il Mediterraneo e 5 nuove per la scienza (v. tav. 2).

La fauna più ricca e più varia fu trovata nella stazione 493 (v. tav. 1). Alcune specie raggiungono densità massime nelle acque prebosforiche, come *Cucumaria* (30 individui/m^2), *Amphiura* (1100/m^2) nella st. 493; *Sternaspis* e *Ampelisca* (fino a 600 individui/m^2); cui seguono *Phascolosoma, Nassa* (*Cyclope*) *brusinai* (una ventina per m^2) nella st. 492.

Si citano i principali elementi del microbenthos (15 specie di Foraminiferi, 3 Harpacticoidi, 5 Ostracodi).

Anche la maggior parte delle specie che vivono nelle acque romene hanno, nei paraggi pre-bosforici, una diversa ripartizione batimetrica, formano altre associazioni e hanno una densità molto differente (*Cerianthus, Cucumaria, Modiolus, Apseudes, Nonion, Elphidium, Cumella, Callipallene*). Alcune specie sono vicine alle specie del Mare Rosso (*Cymodoce, Elaphognathia*); altre sono d'origine nordica (i Copépodi p. e.).

Si discute poi il problema della loro origine sui fondi esaminati.

BIBLIOGRAPHIE

1. Băcesco, M. 1956. Quelques résultats obtenus par l'Institut de Recherches Piscicoles dans le secteur marin en 1955. Bul. Inst. Cerc. piscic. XV (1), 11-22.
2. Băcesco, M. 1957. La sonde-benne pour l'étude quantitative des organismes benthoniques, appareil mixte pour la capture simultanée du macro- et du microbenthos. Bul. Inst. Cerc. piscic. XVI (2), 69-82.c
3. Borcea, I. 1937. Résultats de l'expédition de recherches dans la Mer Noire. Annal. sci. Univ. Iași *23*, 1-26.
4. Demir, Muzaffer 1954. Les Invertebrés benthoniques des detroits et du littoral des Iles. (En turque). Istanbul.
5. Jakubova, Z. I. 1948. Les particularités biologiques du secteur prébosphorique de la Mer Noire. (En russe). Trav. Sta. biol. Sebastopol VI, 274-285.
6. Nikitin, V. N. 1927. Rapport sur l'activité de l'Académie des Sciences de l'URSS pour l'année 1926. II. Compte rendu conçernant les expéditions. Leningrad. Ed. Acad. Sc. URSS, 1927, 145-150 (en russe).
7. Nikitin, V. N. 1948. Les groupements biocoenotiques et la répartition quantitative de la faune benthonique le long du littoral sud de la Mer Noire. (En russe). Trav. St. biol. Sebastopol VI, 256-273.
8. Ostroumov, A. A. 1893. Voyage au Bosphore. (En russe). Mém. Acad. Sci. St-Pétersb. p. 72.
9. Ostroumov, A. A. 1894. Matériaux pour l'Histoire naturelle du Bosphore. Trav. Acad. Sci. russe LXXIV (5), 1-46.
10. Pektas, Huseyin 1958. L'influence des eaux de la Méditerranée sur le régime hydrographique de la Mer Noire. C.I.E.S.M., Rapp. et Procès - Verb. XIV, 1958, 85-93.
11. Valkanov, A. 1955. Katalog unserer Schwarzmeerfauna. Arb. biol. Meeresst. Varna XIX, 1-61.
12. Zernov, S. A. 1913. Compte rendu sommaire d'une excursion le long du littoral de l'Anatolie en 1912. Annuaire Mus. zool. Acad. St-Petersb. XVIII.

DISCUSSION

Caspers:

Vor drei Jahren hatte ich Gelegenheit, eigene Untersuchungen im Gebiet des Bosporus durchzuführen über die Verbreitung der Bodenfauna vom Marmarameer durch die Enge des Bosporus bis zur azoischen Tiefenzone des Schwarzen Meeres. Die von Bacescu erwähnte Massenentwicklung von *Cucumaria* im Schwarzen Meer vor dem Bosporus ist auch von mir beobachtet worden; man kann mit einen Vorkommen von etwa 4-500 Individuen auf einem Quadratmeter rechnen. Der Bestand rekrutiert sich aus dem Zustrom von Larven, die aus dem Marmarameer mit dem Bosporus-Tiefenstrom in das Schwarze Meer transportiert werden. Auf diesen Einstrom salz- und sauerstoffreichen Wassers aus der Marmara ist es auch zurückzuführen, dass das Siedlungsgebiet der Bodenfauna im Schwarzen Meer vor der Bosporusmündung bis ca 210 m hinabreicht. Es ist zu vermuten dass die hier anzutreffende mediterrane Fauna im ihrem Bestand im wesentlichen auf die ständige Neuzufuhr von Larven aus dem Marmaragebiet angewiesen ist. Es handelt sich

also im Prinzip hier um eine allochthone Fauna, deren Existenz in diesem Gebiet gegeben ist durch den Zustrom von mediterranem Wasser in der Tiefe des Bosporus. BACESCU hat diskutiert, ob es sich nicht um eine Restfauna mediterranen Typus handeln könnte: man könnte dazu aufführen, dass im Marmarameer eine solche *Cucumaria*-Massenentwicklung nicht auftritt. Die Gründe hierfür liegen jedoch anders: *Cucumaria* ist ein Bewohner von Weichboden, wie er vor der Bosporusmündung im Schwarzen Meer vorhanden ist; die meisten Gebiete der Marmara besitzen dagegen verhältnismässig harten Sandboden. Auch im Bosporus ist kaum ein Lebensraum für diese Holothurien zu finden, weil hier durch die starke Strömung nur ein sehr grobes Sediment lagert. Man kann sagen, dass das Weichbodengebiet im Schwarzen Meer for dem Bosporus einen ungesättigten Lebensraum darstellt, der also aufnahmebereit für sedentäre Faunenelemente ist. Herangebrachte Larven finden hier eine gute Entwicklungsmöglichkeit mit der Folge des Massenauftretens der betreffenden Art. Eine entsprechende Beobachtung ist auch in Aestuaren zu machen, wo z. B. in der Elbe mit dem Flutstrom hereingebrachte Cirripedien-Larven an Bojen eine geschlossene Kruste von Balaniden hervorrufen können. Die Besiedlung ist dabei in den Jahren verschieden, artlich *(Balanus crenatus, B. improvisus)* und in der Dichte. Solche Zufälle sind beim jeweiligen Besiedlungsbild instabiler Brackwassergebiete sehr zu berücksichtigen.

G. Petit
Université de Paris, Laboratoire Arago,
Banyuls-sur-Mer

et

D. Schachter
Faculté des Sciences de Marseille,
Zoologie Générale

LES ÉTANGS ET LAGUNES DU LITTORAL MÉDITERRANÉEN FRANÇAIS ET LE PROBLÈME DE LA CLASSIFICATION DES EAUX SAUMÂTRES

I. - Le cadre géographique.

Les limites du Golfe du Lion sont classiquement fixées, du moins par les géographes, entre le Cap Creus au Sud et le Cap Couronne au Nord-Est (voir Carte).

Ce dernier et menu accident géographique établit une démarcation nette entre une région côtière orientale stabilisée et une région occidentale encore fort plastique et sujette à des modifications constantes.

Un seul étang, au N.E. de ce Cap, l'étang de Berre, offre une histoire géologique complexe.

Par contre, le vaste ensemble lagunaire qui, à partir de la Camargue borde les côtes du Languedoc et du Roussillon, est constitué par des portions de la Méditerranée isolées par des cordons littoraux.

Ces cordons s'appuient sur les accidents de la côte, laquelle dessine une série d'arcs secondaires dans le grand arc du Golfe du Lion. Les plus accusés sont le Cap d'Agde et le Cap Leucate.

A tout cela vient s'ajouter un ensemble de canaux, d'anciennes salines, d'anciens bras de fleuves, d'eaux temporaires, ensemble qui acquiert son maximum de complexité en Camargue et se trouve justiciable, précisément, en Provence, d'une terminologie très spéciale.

Enfin, il faut encore noter, en tenant compte de l'absence de marées, les embouchures des petits fleuves côtiers, le seul grand fleuve de la région considérée étant le Rhône.

Pour certains auteurs, le cordon littoral représente à lui seul l'appareil littoral et les deux termes sont synonymes, alors que les lagunes sont considérées à part (Malavialle, 1894; Sudry, 1910).

En vérité, il s'agit d'un complexe lequel, s'il est bien délimité par rapport à la mer, l'est plus difficilement par rapport au continent.

Il y a là des zones incertaines, subterrestres, si l'on considère les variations de niveau des étangs, des régions alternativement découvertes et submergées, sable et végétation mettant à profit les périodes souvent prolongées du recul des eaux, pour coloniser les espaces désséchés.

Kunholtz Lordat (1923) a étendu ses conclusions sur l'évolution d'un étang de la région de Frontignan (étang d'Ingril) à l'ensemble lagunaire du littoral: les étangs, écrit-il, ont tendance à s'affranchir de leur origine marine..; ils cesseront d'appartenir à l'appareil littoral lorsqu'ils seront susceptibles de recevoir des cultures non halophiles. De là, une définition que nous avons déjà fait nôtre en la modifiant légérement: « l'appareil littoral du Golfe du Lion est un ensemble complexe de sables et d'étangs en voie d'évolution, limité vers le large par la mer et vers le continent par les terres qui s'affranchissent progressivement de toute influence marine. »

La modification du cours de certains fleuves, soit du fait de l'Homme, soit du fait d'éléments naturels, a eu des conséquences importantes vis à vis des étangs.

Le Vidourle qui était tributaire de l'étang de l'Or, aboutit directement, plus à l'Est, au Grau du Roi; encore a-t-il tendance, lors de fortes pluies, à retrouver son cours ancien. L'Hérault, dont la branche Nord-Est se jetait dans l'étang de Thau, aboutit plus au Sud, au Grau d'Agde. L'Aude, tributaire par sa branche Nord-Est, de l'étang de Sigean, aboutit au Grau de Vendres.

Ainsi l'Hérault et le Vidourle ont isolé de leurs bassins les étangs de Thau, de l'Or, de Vic, qui se situent désormais entre leurs embouchures actuelles.

L'étang de Sigean, aujourd'hui indépendant de l'Aude, se trouve incorporé au chapelet lagunaire qui, plus au Sud, s'étend jusqu'à l'Agly et qui comprend les étang de la Palme, de Leucate et de Salses. L'Agly lui-même qui se déversait au quaternaire dans la partie méridionale de l'étang de Salses a son embouchure rejetée aujourd'hui plus au Sud.

Un autre facteur important de la constitution littorale et de l'évolution des étangs est représenté par les graus (du latin *gradus*, qui signifie passage), ces graus que Vauban qualifiait d'incorrigibles.

Il est bien évident que l'état du grau, c'est à dire la liaison avec la mer, ou la séclusion et l'isolement des étendues dites saumâtres par obstruction de toute communication, retentissent à la fois sur leur hydrologie, leur peuplement et leur biologie. Il n'y a aucun rapport, en effet, du point de vue physico-chimique, comme du point de vue biologique, entre un grand étang communiquant d'une manière artificielle ou naturelle, mais d'une façon large et permanente avec la mer (étang de Berre, étang de Thau) et une lagune en liaison temporaire, sporadique, avec la mer. Cette liaison peut être tantôt violente et de peu de durée, tantôt moins intense, mais plus longue; ou bien une lagune se trouve définitivement coupée de ces liaisons marines et dès lors en voie de colmatage plus ou moins accentué.

Cependant, les unes et les autres de ces étendues sont également qualifiées de saumâtres.

II. - Les facteur climatiques.

Les facteurs climatiques qui créent les conditions écologiques propres à la région méditerranéenne, peuvent se résumer ainsi:

1° - Fortes et rapides variations de la température diurne. Variations de la température saisonnière.

2° - Régime presque permanent des vents accentuant la dessiccation et l'évaporation.

3° - Répartition irrégulière des pluies atteignant 400 à 500 mm et se distribuant au cours des mois d'Octobre, Novembre et Décembre. Ces chiffres sont encore inférieurs pour le littoral du Roussillon. Si, dans cette dernière région, la « méditerranéité » du climat (C. Sacchi, 1954) s'estompe, il faut noter la fréquence et la violence des vents dominants (N.W. et N.N.W.). On leur doit à la fois la sécheresse du climat et de brusques variations thermiques.

III. - Facteurs physico-chimiques.

Les facteurs physico-chimiques ont toujours une importance primordiale; leur variabilité revêt dans notre région une grande amplitude; la composition de la faune, sa répartition, en dépendent étroitement, mais c'est toute la biologie des eaux saumâtres méditerranéennes qu'elle met en jeu.

Nous allons les passer rapidement en revue à la lumière de nos propres observations.

1° Salinité.

L'étang de Berre, le plus grand étang français, a été caractérisé par une expression imagée: « 15.000 hectares de mer sequestrés dans un synclinal » (G. Denizot). Mais cette expression a perdu pendant une très longue période de temps sa valeur réelle.

En effet la salinité de l'étang a subi de très grandes fluctuations au cours de l'époque historique, en raison de l'établissement de communications plus ou moins sporadiques avec la mer par l'étang de Caronte; en raison, plus tard, et plus récemment, de travaux d'un caractère permanent exécutés par l'homme.

Une phase de dilution accentuée a eu vraisemblablement un maximum entre 1852 et 1855 (11 g. à 13 g. ‰ de NaCl). La création du canal de Caronte et ses approfondissements successifs, le percement du tunnel du Rove, de la tranchée de Gignac et du canal qui lui fait suite pour aboutir aux Martigues, ont amené une élévation progressive du taux de la salinité.

En 1912, la salinité se situait aux environs de 24 g. ‰. Moins de 8 ans après la pénétration de l'eau dans le Tunnel du Rove, Van Gaver et Timon

David (1934), étudiant le peuplement de cette « place vide », nous permettent de noter une étape supplémentaire de l'accroissement de la salinité qui, en surface, passait de 32 g. 4‰ de NaCl (Port de l'Estaque) à 25 g. 5‰, 24 g. 9 selon les stations, et atteignait 28 g. 5‰ à la Mède.

De 1942 à aujourd'hui, l'étang a vu sa salinité s'établir entre 26 g. 4 et 32 g. ‰ de NaCl selon les stations prospectées et les taux de cette salinité sont devenus beaucoup plus constants.

Le retentissement de cette augmentation sur le peuplement de l'étang est très net. De nombreuses espèces s'y sont installées parmi les Hydraires, les Bryozoaires, les Polychètes, les Spongiaires, les Crustacés, les Tuniciers. Nous avons assisté personnellement à la réapparition, depuis 1941, de *Chlamys glabra*, et à l'extension des oursins *(Paracentrotus lividus)* qui, à partir de 1939, ont envahi peu à peu tout l'étang sous l'aspect d'une forme naine, n'excédant pas 2,5 cm de diamètre, de forme aplatie, à piquants plus longs que ceux de la même espèce vivant sur le littoral. Sur 100 espèces de Mollusques, signalés dans l'étang, 40 étaient d'introduction récente, selon P. Mars, en 1943.

Si nous considérons la classification proposée par Segerstråle, l'étang de Berre s'inscrit dans la zône polyhaline, qui comprend, selon les auteurs, des salinités allant de 36 à 25‰ de NaCl.

L'étang de l'Olivier, à l'ouest de l'étang de Berre, auquel il est relié par un canal de 800 m. de long, occupe une superficie de 3 Ha. environ. Il atteint une profondeur maxima de 10 m. Nous connaissons exactement, tout au moins une partie de son histoire et nous savons qu'il est passé par une phase d'eau douce et saumâtre, une phase plus salée précédant la phase de dilution actuelle.

Sa salinité est assez constante de 4 à 5‰. Les Muges s'y rencontrent avec les Perches; les Limnées, les Physes et une Anodonte, devenue très rare *(Anodonta cygnaea)*, avec les Hydrobiidés. En été l'étang de l'Olivier a peu ou point d'échanges avec l'étang de Berre et il n'y a pas de circulation verticale des couches d'eau.

En effet pendant l'époque estivale, lorsque la température et l'évaporation sont très élevées et en l'absence de vent et de précipitations, il se produit des conditions d'asphyxie avec mise en liberté de H_2S; la stratification des eaux de densité différente constitue un obstacle à la circulation verticale.

Il en résulte un dérèglement biologique, une véritable crise dystrophique, se traduisant par une mortalité massive, sinon totale de la population ichtyologique (D. Schachter, J. Senez, J. Leroux-Gilleron, 1954).

Lorsque les premiers éléments réapparaissent après une perturbation biotique, dans ce milieu rendu instable par la variabilité des facteurs physico-chimiques, ceux-ci sont représentés par une grande pauvreté de formes, constituant toutefois des populations abondantes (D. Schachter, 1952, 1958).

L'ensemble des formes planctoniques s'en trouve affecté au profit de formes limniques ou de formes supportant de légères salinités. Il est d'ail-

leurs à remarquer que des espèces planctoniques représentées par des populations très abondantes durant une année disparaissent totalement l'année suivante (D. SCHACHTER, 1958). Seul *Calanipeda aquaedulcis* Kritch. parmi les Crustacés et *Microcystis flos-aquae* parmi les Algues peuvent être considérés comme espèces permanentes de cette collection d'eau.

Selon SEGERSTRÅLE, l'étang de l'Olivier appartient à la catégorie des eaux saumâtres oligohalines.

Rappelons briévement l'évolution de l'étang du Vaccarès. Depuis que fonctionnaient régulièrement les vannes de la Digue à la Mer, ouvertes par vent de N.O. (Mistral), fermées quand souffle la Largade (S.SE), cet étang abandonnait en été de vastes plages et reléguait ses eaux sursalées (80$^0/_{00}$ de NaCl) dans une cuvette centrale. Quand les eaux de pompage pour l'alimentation des rizières furent déversées dans le Vaccarès durant la maturation du riz, l'étang a conservé un niveau élevé, celui des hivers pluvieux des périodes antérieures et ses eaux, naguère voisines de celles de l'eau de mer ou sursalées, devinrent presque douces: 5 g. 15 à 6 g. 34$^0/_{00}$ de NaCl (1955 à 1956).

Cet étang était abondamment peuplé, avant 1936, de Muges, de Loups, de Dorades, de Soles, d'Anguilles; il est aujourd'hui colonisé par une population ichtyologique nouvelle: Perches ordinaires, Carpes et un poisson originaire de l'Europe centrale et orientale, nouveau venu dans le midi de la France, le Sandre *(Sander lucioperca)*.

L'installation progressive des conditions hydrologiques nouvelles a déterminé la disparition d'une population planctonique composée d'*Eurytemora velox* Lillj., présente dans le Vaccarès et dans l'étang du Fournelet jusqu'en 1953. Cette espèce a été refoulée dans l'Impérial, dont les eaux sont nettement salées.

Par contre, *Calanipeda aquaedulcis* Kritch. supportant des salinités légères, est représenté dans l'étang du Vaccarès et même dans le Fournelet par une population florissante, associée dans le premier étang à des jeunes stades de *Crangon vulgaris* F. (D. SCHACHTER, 1950; G. PETIT et D. SCHACHTER 1954; D. SCHACHTER, 1958).

La dessalure du Vaccarès se traduit également par l'apparition de *Physa acuta* Drp. et *Lymnaea palustris* Mull. et tout dernièrement (Mai 1958) de *Lymnaea truncatula* Mull.

La salinité indiquée pour l'étang du Vaccarès demeure à peu près stable. Il se situe dans la limite supérieure des eaux oligohalines définies par S. SEGERSTRÅLE.

L'étang de l'Or a une superficie de 6.000 Ha. Sa profondeur maxima atteint 3 m. Sa partie Sud Ouest est reliée à la mer par un canal, et plusieurs cours d'eau aboutissent sur sa rive Nord.

Dans une même station, de Décembre 1955 à Juillet 1956, la salinité a

varié de 2 g. 59 à 26 g. 60. Pendant la même époque, une autre station nous a permis d'enregistrer des salinités allant de 0 g. 85°/₀₀ à 12 g. 87 °/₀₀ de NaCl.

Après les crues, on peut pêcher dans cet étang des Carpes et des Perches.

Notons que le plancton s'est trouvé constitué presque exclusivement par une petite limnoméduse de la famille de Moerisiidae, *Odessia meotica* var. *gallica.*

Si nous nous référons encore, aux conclusions du rapport de SEGERSTRÅLE, et d'après les stations établies par nous, l'étang de l'Or se place par le minimum de sa salinité dans la zône oligohaline et dans la zône sténopolyhaline, par son maximum.

L'étang du Canet (Roussillon), d'une superficie de 760 Ha., a passé depuis un certain nombre d'années par des vicissitudes diverses, conséquences de l'état du grau, d'une part, et, comme pour le Vaccarès, du déversement des eaux douces venant des rizières voisines.

De 1948 à 1951, l'étang du Canet est demeuré clos d'une manière presque permanente. Dans les parties les moins profondes, les salinités atteignaient, au moment de l'intense évaporation estivale, jusqu'à 40 g. de NaCl°/₀₀.

D'une manière générale, dans les étangs lagunaires, de fortes fluctuations de salinité peuvent se manifester dans la même station au cours de la même journée, par le fait de transgressions d'eaux plus salées provoquées par la poussée du vent dominant N.-N. N.-W. Cette transgression intéresse la totalité des eaux brassées sur toute leur épaisseur et cette modification de salinité se prolonge bien au de là du phénomène qui l'a déclanchée. Notons encore que ces variations sont souvent brusques; elles n'ont rien de rythmiques. Sur tout le littoral, seuls sont saisonniers, mais temporaires, les apports d'eaux douces dus à des fleuves.

En 1952, des pluies exceptionnelles et l'extension des rizières ont fait tomber la salinité de l'étang du Canet, qui a varié, selon les moments, entre 12,7°/₀₀ et 5,9°/₀₀ de NaCl.

Dans une même station, à la suite des inondations de Décembre 1953, la salinité s'est abaissée jusqu'à 2 g. 53 et 2 g. 13°/₀₀ de NaCl.

Ces variations ont vu leurs effets sur la faune et la flore s'accentuer avec la dilution de Décembre 1953, laquelle s'est prolongée jusqu'en Mars 1954.

Potamogeton pectinatus s'est répandu dans l'étang entrant en concurrence spatiale avec *Ruppia maritima.* Parmi les Rhodophycées, les *Ceramium* et les *Chondria* ont tout d'abord regressé, puis ont disparu. Une espèce d'eau diluée, *Cladophora fracta* a pu s'installer, ainsi qu'une espèce de Spirogyra, *Spirogyra subsalina* (G. PETIT et A. A. ALEEM).

Les Corophiums, si nombreux avant 1950, notamment *C. insidiosum*, d'autres Amphipodes des genres *Melita*, *Erichthonius*, ont complétement disparu.

La microfaune a subi les à coups de ce changement et, en ce qui concerne les Protistes, on a pu se demander si, d'une période à l'autre, le récolteur n'avait pas commis une confusion de localité.

On voit donc combien il est difficile de faire entrer l'étang du Canet dans une classification des eaux saumâtres inspirée des travaux de REDEKE et de VÄLIKANGAS.

Nous passons d'eaux hyperalines à des eaux mésohalines. Une même station qui aurait pu être classée comme faisant partie des eaux mésohalines s'est vue située dans la partie la plus basse de la zône oligohaline.

L'analyse des conditions du milieu, même en ce qui concerne sa salinité, doit être très poussée, sinon ce milieu nous fournit lui même d'apparentes contradictions.

Nous pensons enfin, que pour l'étude des eaux saumâtres du littoral méditerranéen français le cas suivant mérite d'être signalé.

Il s'agit d'un canal artificiel creusé par les troupes d'occupation et destiné à faire communiquer la partie sud de l'étang du Canet avec la mer. Ce travail a été interrompu en 1944. Les eaux de l'étang ont occupé la tranchée avant que celle-ci ait été isolée par une levée de terre et de pierres qui s'est progressivement consolidée et élargie. La mer n'y pénétre qu'une ou deux fois par an, lors des tempêtes du Sud-Est. La profondeur de la Station au milieu du Canal est d'environ 1 m 90.

Le substratum est constitué par un sable grossier, riche en détritus, tapissé, ainsi que les *Chaetomorpha*, de Diatomées, et enduit, dans les parties humides du bord, d'une couche de Cyanophycées.

Il s'agit de la station 101 connue par les spécialistes français et étrangers, en raison de la faune intéressante qui s'y localise et qu'on ne retrouve pas actuellement dans l'étang du Canet lui même. On peut supposer que cette faune n'a pas pu se maintenir dans l'étang en raison des brusques variations qui s'y sont manifestées, notamment en ce qui concerne la salinité.

A ce point de vue, celle de la station 101, que nous suivons depuis plusieurs années est remarquablement stable. Elle s'établit aux environs de 8 g. ‰ de NaCl avec, après un coup de mer, une élévation qui dépasse rarement 13 g. ‰ de NaCl, le rétablissement d'une salinité inférieure se manifestant rapidement.

La température des eaux de la station est en général inférieure de 1 à 2° à la température de l'étang.

Cette constance de la teneur en sel parait surprenante, alors qu'il s'agit d'une station close, creusée dans le sable et soumise à l'intense évaporation estivale.

On peut supposer qu'une nappe phréatique peu profonde, dont le niveau le plus supérieur est certainement situé au dessus du fond du canal compense le retentissement que peut avoir l'évaporation sur la concentration.

La station 101 est remarquable par une faune dont la plupart des espèces sont considérées comme « saumâtres »: *Protohydra leuckarti; Loxoconcha elliptica, L. minima, L. impressa; Pontocypris dispar; Leptocythere*, sp.; *Aeolosoma hemprichi* (Oligoch.); *Streblospio shrubsolii; Sphaeroma hookeri; Cyathura cari-*

nata; Corophium insidiosum; Diamysis bahirensis; Paraleptastacus spinicauda; Calanipeda aquae dulcis; Hydrobia acuta; H. stagnalis; Potamopyrgus Jenkinsi (1).

P. Ax (1956) a donné la liste suivante des Turbellariés: *Vejdovskya igneva; Tvaerminnea Karlingi; Canetellia beauchampi; Opistomum immigrans; Macrostomum longistyliferum; M. spirale; Archiloa Petiti; Pseudomonocelis cetinae.*

Toutes ces espèces sont typiquement saumâtres (eaux meiohalines).

P. Ax a encore signalé: *Nematoplana* sp.; *Baltoplana magna; Promesostoma cochleare; Promesostoma gallicum; Promonotus schultzei; Monocelis lineata; Placorhynchus octaculeatus; Mecynostomum* sp.; *Archimonotresis limophila; Bresslauilla relicta.*

Ajoutons que J. Picard a identifié, en provenance de la Station 101, des polypes du genre *Halmomises (Moerisiidae)*, genre non encore signalé en France et connu de l'île Trinidad, du lac Gurum (Egypte) et de la Caspienne (J. Picard, *in litt.*). La méduse n'a pas encore été recueillie (2).

La Station 101 s'inscrit donc dans la zône mésohaline et plus spécialement dans la subdivision des eaux méio-mésohaline avec incursion accidentelle et rare dans la partie la plus basse des eaux pléio-mésohaline.

Nous n'avons cité que quelques exemples que nous considérons assez typiques pour caractériser, en songeant à la classification des eaux saumâtres, les étendues lagunaires du littoral méditerranéen français. Nous avons délibérément laissé de côté d'autres étendues dont la prospection a été cependant également entreprise par nous.

Dans notre région méditerranéenne il faut également considérer une autre catégorie d'eaux, sur laquelle Brunelli avait justement attiré l'attention et qui occupe une place importante. Il s'agit des eaux hyperalines ou métahalines (selon Hedgpeth). Leur étude écologique, à peine amorcée, se revèle très intéressante.

Nous donnons seulement ici quelques indications recueillies par nous. L'étang de St. Paul (situé dans l'Aude, près de l' étang de Sigean, nous a offert les variations suivantes: 9 Novembre 1956: 64,64 g. ‰ de NaCl; 17 Décembre 1956: 19,19 ‰ NaCl; 3 Avril 1958: 16,72 ‰ de NaCl.

Un autre étang clos, voisin du précédent, le Doul, nous a permis de noter les salinités suivantes: 9 Nov. 1956: 34,76 g. ‰; 3 Avril: 73,14 g. ‰ de NaCl (G. Petit).

L'étang de Fos, au cours des années 1955-1956 a offert des variations allant de 43 g. 5 à 52,17 g. ‰ de NaCl. Dans le même temps on enregistrait pour l'étang de Citis de 45,5 g. ‰ à 57,37 ‰ de NaCl. D'Octobre 1955 à

---

(1) Les Ostracodes ont été determiné par le Dr. Hartmann.

(2) Cette liste, pour incomplète qu'elle soit a d'autant plus d'intérêt que la faune de la station 101 nous parait être, depuis un an, en voie de modification, sinon d'appauvrissement.

Septembre 1956, l'étang de l'Impérial, dans le Sud de la Camargue, nous offrait une phase mésohaline avec 11 g. 38 ‰ et une phase hyperaline avec 41 g. 55 ‰. Ainsi cet étang de la Basse Camargue, qui était autrefois caractérisé par des eaux hyperalines, nous fournit aujourd'hui l' image de variations comparables à celle que nous offrait autrefois l'étang du Fournelet et du Vaccarès.

De cet aperçu nous pouvons, à nouveau tirer l'observation générale suivante: les eaux saumâtres du littoral méditerranéen français se caractérisent par leur diversité et leur instabilité.

On conçoit par conséquent les difficultés que soulèvent la question de leur classification; d'autant que dans une même étendue saumâtre, on peut passer d'une catégorie à une autre et que leurs gradients peuvent changer selon la classification adoptée. D'autre part, la pénétration et le maintien des espèces marines dans des eaux moins salées que leur milieu d'origine se trouve conditionné par une stabilité et un équilibre relatifs de cette salinité. La communication, large et permanente avec la mer, a pour conséquence une manière de régularisation de la salinité.

Par contre, les amples est brusques variations de la teneur en sel entrainent un appauvrissement qualitatif de la faune.

Une salinité basse, mais constante, est l'un des facteurs qui permet l'installation dans une station close, mais ayant des conditions hydrologiques particulières, d'une faune saumâtre caractéristique.

2° Autres constituants chimiques.

La presque totalité des classifications concernant les eaux saumâtres sont donc basées sur une conception mono-factorielle. Nous avons pensé qu'on pourrait tenter, non point de substituer, mais d'associer aux données tirées de la salinité, la considération des autres constituents du milieu et notamment: Ca, Mg, SO_4, HCO_3, NNH_4, NNH_3, NNH_2, P.

Comme nous l'avons indiqué dans une note récente (M. Nisbet, G. Petit, D. Schachter, 1956) 34 stations ont été suivies à ce point de vue tous les mois pendant une année dans divers étangs méditerranéen du littoral français. Or, il ne nous a pas été possible de mettre en évidence une corrélation d'un étang à l'autre entre les divers constituants dosés et même, pour diverses stations prospectées, au sein d'une même étendue.

On est bien forcé de conclure que l'instabilité des eaux saumâtres ne concerne pas seulement la teneur en sel, mais celle de tous les autres éléments chimiques.

Ainsi, si nous considérons encore la classification, la difficulté signalée ci-dessus ne se trouve ni résolue, ni même amoindrie; elle se trouve renforcée. Le complexe factoriel, s'il ne peut être à son tour la base d'une classification d'une eau saumâtre, a cependant une grande importance, et sans doute pourra-t-il avoir une valeur explicative, quand il sera possible de l'invoquer dans une étude des cycles biologiques des espèces saumâtres.

La connaissance de la présence et des proportions de certains constituants (Mg, Ca, par exemple) ont une influence remarquable sur le métabolisme et la répartition de certaines espèces.

Nous citerons le cas de *Theodoxus fluviatilis (Bourguignati)*. Cette espèce de Néritidés, ne se rencontre point dans les eaux douces de Finlande. Elle est absente des embouchures des fleuves, mais on la trouve près d'elles sur le littoral de la Baltique. Nos propres observations confirment que c'est la teneur des eaux en calcium qui conditionne la répartition de *Theodoxus*.

Un peuplement important de cette espèce se rencontre dans les eaux de la résurgence de Font Estramer (Pyr. Or.) Ces eaux claires, courantes, ont une température moyenne annuelle de 17° et une chlorinité de 2,5 à 3‰. Leur teneur en calcium est de 137 g. ‰. Mais dans notre station se passe l'inverse de ce que l'on constate en Baltique. *Theodoxus fluviatilis*, se trouve exclusivement dans les résurgences issues des falaises calcaires et se répartit jusqu'au voisinage de l'embouchure des canaux; il ne pénétre jamais dans les étangs où ils aboutissent (G. Petit).

L'un de nous a indiqué les variations de la teneur en calcium et magnésium de l'eau d'une même station de Camargue au cours de la même année.

3° Oxygène dissous.

L'Oxygène dissous subit des variations importantes pendant la période estivale; la température élevée, l'absence des vents et des précipitations entrainent souvent des conditions d'asphyxie avec, comme nous le verrons tout à l'heure, mise en liberté d'H_2S et raréfaction, sinon suppression, de l'O_2 au niveau des fonds.

Pour l'étang de l'Olivier (B.D.R.) l'un de nous, en ce qui concerne l'O_2, a donné les résultats suivants: 2.2.1953: en surface 6,92 cm^3/l, en profondeur 0,7 cm^3/l; 24.3.1953: surface 7,63 cm^3/l, profondeur 0,5 cm^3/l; 20.4.1953: 7,1 cm^3/l en surface, 0,3 cm^3/l en profondeur.

4° La Température.

La température des eaux lagunaires du littoral méditerranéen est plus élevée, en été, que celle de la Méditerranée; elle est sensiblement plus basse en hiver.

Nous avons enregistré en surface, 30°, 35°, 40°, dans les collections d'eau les moins profondes.

Le Professeur Brunelli a attiré l'attention sur le fait que la température et ses variations qui, nous devons le souligner, sont très amples, peuvent constituer un facteur limitant pour la pénétration des espèces marines de la Méditerranée, vivant dans des eaux ayant une certaines constance et où, en tout cas, elles supportent de moins brusques fluctuations de température.

Des recherches ont montré que la température conditionnait le séjour dans

l'étang de Berre des jeunes sardines (poutines) qui supportent ses eaux chaudes jusqu'à une longuer de 11 à 12 cm.

De même des sardines, âgées de 1 à 2 ans qui ont pénétré dans l'étang en même temps que les poutines, le quittent lorsqu'elles atteignent un stade proche de la maturité sexuelle qui les rendent sensibles à l'élévation de la température des mois de Juin et Juillet. Cependant la température semble n'avoir qu'une action très relative ou même sans portée sur la microfaune.

Peter Ax a bien montré que les Turbellariés des biotopes étudiés par lui dans certains étangs du Roussillon et du Languedoc, se trouvent sous la dépendance des conditions de salinité et de la composition du substrat.

C'est en raison de ces deux facteurs que l'on peut interpréter, écrit-il « les nombreux points d'identité existant entre ces Turbéllariés (..... des étangs considérés) et ceux des côtes de la mer du Nord et de la Mer Baltique de même que les rapports que ces étangs présentent avec les eaux saumâtres de la mer Noire. » Il confirme ce que nous pensons nous mêmes, que l'influence de la température sur la microfaune est de peu d'importance.

Il faut ajouter cependant que le passage et l'adaptation des espèces marines à l'eau saumâtre et parfois même à l'eau douce, est facilitée par une température élevée.

5° Substratum.

Nous n'insistons pas sur l'importance de la nature du substratum qui vient d'être indiquée. Ajoutons que la composition du substratum joue un rôle essentiel pour la présence et la fixation de toute une microflore et d'une manière générale de Protistes qui peuvent jouer un rôle très important pour les représentants d'une microfaune appartenent à des groupes plus élevés.

6° Turbidité.

Des recherches restent à entreprendre sur l'action de la turbidité dans les étendues lagunaires du littoral méditerranéen. Dans ces étendues peu profondes, le vent brassant l'eau sur toute son épaisseur met en mouvement la fine pellicule superficielle de vase. Il est certain que cette turbidité intense et fréquente dans certains étangs entrave la présence des formes planctoniques.

7° Facteur Bio-Chimiques.

On peut dire que les eaux saumâtres, et sans doute quelque soit la latitude sous laquelle elles se trouvent, sont le siège d'activités bactériologiques successives et intenses qui pèsent de tout leur poids dans le cycle et le rythme biologiques de ces étangs.

De tels phénomènes ont été étudiés dans deux étangs du littoral méditerranéen: l'étang de l'Olivier (D. SCHACHTER, J. SENEZ, J. LEROUX-GILLERON); l'étang du Canet (SENEZ, 1953).

D'une manière trés condensée, nous pouvons dire qu'il s'agit de bactéries anaérobies sulfato-réductrices qui libérent l'H_2S au dépens des sulfates, le microorganisme responsable étant *Sporovibrio desulfuricans var. estuarii.*

A cette flore réductrice se trouve associée des germes aérobies sulf-oxydants, *Thiobacillus thioparus,* qui ramènent l'étang dans une situation eutrophique.

La libération de H_2S provoque aux mois de Juillet-Août, dans plusieurs étendues lagunaires, la mortalité massive des animaux supérieurs (Poissons).

IV - La Faune.

La question concernant les faunes saumâtres offre plusieurs aspects et son ensemble est très complexe.

Il ne s'agit point de reprendre ici tout ce qui a été dit sur ce sujet.

Nous ferons remarquer cependant que certaines considérations pourtant trés importantes ont été jusqu'ici négligées. Il s'agit notamment de l'écologie larvaire des espèces saumâtres, c'est à dire le comportement des larves vis-à vis des variations de la salinité, de la température, lequel est différent de celui des adultes.

L'adulte, en effet, peut vivre dans des conditions qui inhibent sa reproduction et font périr sa descendance.

Des expériences récentes et non encore publiées ont montré la sensibilité des stades jeunes de Gammares et de Sphaeromes, à des salinités qui sont indifférentes aux adultes (M. LAPLANE, L. RAYNAUD, GUIGUES, 1958).

En ce qui concerne la classification des eaux saumâtres on ne peut que regretter que le vivant ne soit pas associé plus souvent aux diverses tentatives.

Pourtant KOLBE, en 1927, invoque les Diatomées, dont il est spécialiste et vers la même époque WILLER (1925) fait un pas de plus dans le sens de la délimitation des catégories d'eaux saumâtres, d'après les formes dominantes qui s'y rencontrent.

A. REMANE à son tour a établi des catégories d'eaux saumâtres avec une arrière pensée faunistique et quand l'un de nous, s'inspirant de A. REMANE, établit lui même (G. PETIT, 1954) une subdivision de ces eaux, il se basait non seulement sur la teneur en sel, mais sur la présence d'une faune caractéristique pouvant être signalée dans ces diverses catégories, en partant du milieu marin, pour s'acheminer par transitions vers le milieu limnique.

Une question cruciale se pose, si l'on veut utiliser le vivant dans une classification des eaux saumâtres. Il s'agit en effet de savoir s'il y a des espèces qui ne vivent que dans les écarts de salinité représentant les eaux saumâtres proprement dites.

Il s'agit aussi de savoir s'il y a des espèces indicatrices d'eaux saumâtres, les deux questions n'étant pas rigoureusement équivalentes; quoi qu'il en soit, il faut convenir que beaucoup d'espèces qualifiées de saumâtres ont été rencontrées dans d'autres milieux et cela parmi les Rotifères, les Copépodes, les Ostracodes, les Turbellariés, les Oligochètes, les Polychètes ...

Beaucoup d'espèces qu'on rencontre dans les étendues lagunaires ne sont pas seulement euryhalines, elles sont holoeuryhalines.

Notons du reste que des espèces peuvent être physiologiquement holoeuryhalines et cependant ne pas se rencontrer dans tous les milieux que recouvre l'holoeuryhalinité.

Ici peut-être invoquée la question de la concurrence interspécifique, laquelle est fatalement atténuée, sinon supprimée, dans les étendues lagunaires.

D'autre part, nous pensons que le nombre de formes spéciales augmentera lorsqu'on se livrera à des recherches biométriques sur les espèces d'eaux saumâtres.

Dans les étangs méditerranéens français, on trouve une Idothée (*Idothea basteri*) qui est la forme méditerranéenne d'*Idothea baltica* (= *tricuspidata*) qui serait océanique. En réalité des recherches approfondies (Matsakis) montrent que dans certains étangs existe une forme spéciale qui se distingue à la fois de *basteri* et de *baltica*. Sa taille est plus petite, de 12 à 20 mm contre 30 à 35 mm chez *baltica*. En outre, le lobe externe du maxillule porte toujours 11 épines au lieu de 10 épines.

Une autre espèce d'Idothée qui vit dans les étangs méditerranéens, *Idothea viridis*, a une très grande répartition géographique (Baltique, Norvège, Iles Britanniques).

Quel que soit le lieu géographique considéré, l'espèce a le même nombre de mues.

A l'éclosion, la taille moyenne n'est pas inférieure pour *I. viridis* de la Méditerranée, à ce qu'elle est ailleurs pour la même espèce. Et cependant la taille des adultes est très inférieure: 8 mm 6 pour l'étang de Salses, 10 mm 1 pour les *I. viridis* de New England Creek.

C'est le taux d'accroissement entre chaque mue qui est encause. Pour des stades homologues, la taille d'*Idothea viridis* de certains étangs méditerranéens apparait de plus en plus inférieure.

On a fait remarquer, à juste titre, que la plupart des étendues lagunaires du littoral méditerranéen français était d'origine récente.

L'isolement n'aurait pas eu le temps d'agir pour la formation des espèces propres à ces milieux. Il semble pourtant que des exemples tel que celui fourni par les Idothées permettent d'entrevoir des différences biométriques et même physiologiques parmi les populations d'une espèce répartie dans des biotopes géographiquement éloignés, mais aussi très proches.

Le critère faunistique, ne peut, à son tour, à lui seul, servir de base à une classification des eaux saumâtres. Nous pensons cependant qu'on pourra

établir des listes d'espèces pouvant entrer dans les cadres hydrologiques d'une classification des eaux saumâtres. Et cette liste devra être établie par régions.

V - Conclusions.

En présence de la compléxité du réseau hydrographique sur lequel nous avons travaillé depuis plusieurs années, en présence des variations qui se manifestent, souvent d'une manière brutale, dans un tel milieu, il nous est apparu qu'une classification utilisant un seul facteur ne pouvait apporter de données satisfaisantes.

Nous avons envisagé, la possibilité d'une classification qui aurait été basée sur des considérations plurifactorielles, mais, toujours, de nature chimique.

Nous avons envisagé enfin, une classification des eaux saumâtres selon un degré de différenciation s'échelonnant entre la mer et l'eau douce et en songeant à la faune immigrante du milieu marin ou du milieu limnique, laquelle se répartit dans chacune des divisions envisagées.

Cependant, nous devons encore, et à regret, prendre en considération la vieille conception d'une classification de base monofactorielle, sans perdre de vue qu'une classification dynamique des eaux saumâtres devrait s'inspirer du complexe plurifactoriel.

Pour le moment, comment de tels cadres établis par la seule considération du facteur salinité, peuvent-ils être conçus ? Ils doivent faire état non point des valeurs moyennes de la salinité d'une étendue donnée, mais des variations de cette salinité et de leur amplitude. Cette amplitude devrait tenir compte des données acquises pour chaque catégorie d'une eau saumâtre, quelle que soit sa position géographique. Ainsi, une eau oligohaline méditerranéenne, débordera le gradient établi pour une eau oligohaline de la Baltique.

Il s'agit donc de concevoir pour chaque catégorie d'eaux saumâtres, quel que soit son qualificatif, un gradient suffisamment ample, qui n'ait plus, comme autrefois, une valeur seulement applicable à une eau saumâtre d'une seule région géographique.

Dès lors, il nous apparaît possible d'établir, à l'intérieur des gradients ainsi définis, des listes d'espèces basées sur des investigations régionales.

Reprenant l'exemple des eaux oligohalines invoquées tout à l'heure, nous pourrions dresser une liste d'espèces correspondant, d'une part aux limites inférieures (Baltique), d'autre part aux limites supérieures (Méditerranée) de ces eaux.

Le Symposium de Venise ne doit pas être considéré comme un aboutissement ayant un caractère définitif.

Il est une étape dont l'utilité sera d'autant plus grande, si elle peut servir de point de départ à de vastes investigations à l'échelle mondiale.

RÉSUMÉ

Les Auteurs donnent tout d'abord un aperçu du littoral méditerranéen français, dans sa partie qui se trouve bordée par un ensemble d'étangs et de lagunes. Ils définissent ainsi ce qu'on appelle l'appareil littoral, et indiquent combien l'état de liaison de ces étendues avec la mer retentit sur leur hydrologie, leur peuplement et leur biologie.

Les facteurs climatiques, puis les facteurs physico-chimiques sont considérés et notamment la salinité. Plusieurs étangs et lagunes sont examinés à ce point de vue; les variations de leur salinité sont notées ce qui confirme que les eaux saumâtres du littoral méditerranéen français se caractérisent par leur diversité et leur instabilité.

La presque totalité des classifications concernant les eaux saumâtres sont basées, précisément, sur leur salinité, c'est à dire sur un seul facteur. La considération des données tirées de l'analyse des autres constituants chimiques du milieu a été tentée par les Auteurs qui n'ont pu encore aboutir à une utilisation des considérations plurifactorielles en vue d'une classification plus satisfaisante.

Des notes sur l'oxygène dissous, la température, le substratum, l'activité bactériologique, sont également fournies.

Suivent des considérations sur la faune des milieux saumâtres, la question de savoir quelles sont les espèces qui vivent dans les écarts de salinité qui représentent les eaux saumâtres proprement dites. Le critère faunistique — et c'est regrettable — a été rarement introduit dans les classifications qui on été données de ces eaux.

On en est donc réduit, pour le moment, à reprendre la vieille conception d'une classification de base monofactorielle (salinité).

Toutefois, il faut faire état des variations de cette salinité et de leur amplitude. Cette amplitude devrait tenir compte des données acquises pour chaque catégorie des eaux saumâtres, quelle que soit sa position géographique. Il semble aux Auteurs qu'à l'intérieur de gradients définis d'une manière plus large, on pourrait faire correspondre des listes d'espèces caractéristiques, basées sur des investigations régionales.

RIASSUNTO

Gli stagni e le lagune del litorale mediterraneo francese e il problema della classificazione delle acque salmastre

Gli Autori danno dapprima una descrizione del litorale mediterraneo francese nella sua parte circondata da stagni e lagune. Viene definito l'apparato litoraneo e indicati i rapporti di queste acque litoranee con il mare per quanto riguarda l'idrografia, il popolamento e la biologia. Vengono presi in considerazione i fattori climatici e i fattori fisico chimici, particolarmente la salinità. Sono esaminati sotto questo punto di vista vari stagni e lagune; sono determinate le variazioni di salinità, che confermano essere le acque salmastre del litorale mediterraneo francese caratterizzate dalla loro diversità e instabilità.

La quasi totalità delle classificazioni delle acque salmastre è basata sulla loro salinità, cioè su un solo fattore. Gli Autori hanno tentato di prendere in considerazione i dati ricavati dall'analisi degli altri costituenti chimici ambientali, ma non sono ancora giunti a

una utilizzazione delle considerazioni plurifattoriali onde giungere a una classificazione soddisfacente. Vengono date tuttavia delle indicazioni sull'ossigeno disciolto, la temperatura, il substrato, l'attività batteriologica.

Seguono alcune considerazioni sulla fauna degli ambienti salmastri, il problema di sapere quali sono le specie che vivono nell'ambito delle varizioni di salinità che caratterizzano le acque salmastre propriamente dette. Purtroppo i criteri faunistici sono stati raramente introdotti nella classificazione di queste acque.

Si è quindi costretti per ora a riprendere il vecchio concetto di una classificazione a base unifattoriale (salinità).

Tuttavia si deve tener conto delle varizioni della salinità e della loro ampiezza. Quest'ultima dovrebbe tener conto dei dati rilevati per ciascuna categoria di acque salmastre, indipendentemente dalla loro posizione geografica. Agli Autori sembra che entro gradienti definiti in un modo più ampio si potrebbe far corrispondere liste di specie caratteristiche, basate su ricerche regionali.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

Ax, Peter 1956. Les Turbellariés des Etangs côtiers du littoral Méditerranéen de la France méridionale. Vie et Milieu. Suppl. *5*, 215 p.

Brunelli, G. 1931. Nuovi contributi alla biologia lagunare. Pubbl. Staz. zool. Napoli *25*, 3-19.

Hartmann, G. 1953. Ostracodes des étangs méditerranéens. Vie et Milieu IV (4), 707-712.

Hedgpeth, J. M. 1951. The classification of estuarine and brackish water and the hydrographic climate. Rep. Comm. Treat. mar. Ecol. Paleoecol. Nat. Res. Counc. Washington E. U. *11*, 49.

Krümel, O. 1923. Handbuch des Ozeanographie. 2. Aufl. Stuttgart.

Kunholtz-Lordat, G. 1923. Les Dunes du Golfe du Lion. Paris, Les Presses Universitaires de France, 307 p.

Mars, P. 1949. Faune malacologique de l'étang de Berre. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, IX, 2, p. 65-116.

Mars, P. 1951. Evolution et faunes malacologiques des étangs de l'Olivier, de Lavalduc, d'Engrenier et de l'Estomac. Vie et Milieu, II (4), 433-440.

Matzakis, J. 1956. Développement postembryologique d'*Idotea viridis* (Slabber) provenant de l'étang de Leucate. Comparaison avec *Idotea viridis*. Vie et Milieu VII (2), 287-300.

Nisbet, M., Petit, G., Schachter, D. 1958. Caractères chimiques de quelques étangs méditerranéens. Considérations sur la classification de eaux saumâtres (Note préliminaire). Verh. int. Ver. Limnol. XIII, 672-675.

Petit, G. 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. Vie et Milieu IV (4), 569-604.

Petit, G. et Schachter, D. 1954. Le Problème des eaux saumâtres. Année biol. *27*, 533-543.

— 1954. La Camargue, Etude écologique et faunistique. Année biol. *30* (5-6), 193-253.

— 1954. Notes sur l'évolution hydrologique et écologique de l'étang du Vaccarès. La Terre et la Vie *2*, 121-128.

Redeke, H. C. 1933. Uber den jetzigen Stand unserer Kenntnisse des Flore u. Faune des Brackwassers. Verh. int. Ver. Limnol. *6*, 46-61.

Remane, A. 1940. Die Tierwelt der Nord-und Ostsee, Lf. 34.

SACCHI, C. F. 1954. Contribution à l'étude du littoral méditerranéen français. Relations entre les groupements malacologiques terrestres et les conditions biogéographiques et biohistoriques des étangs roussillonnais. Vie et Milieu V (4), 529-564.

SCHACHTER, D. 1950. Contribution à l'étude écologique de la Camargue. Ann. Inst. océanogr. *25*, 1-108.

SCHACHTER, D. et CONAT, M. 1951. Note préliminaire sur la faune des rizières. Bull. Soc. zool. Fr. LXXVI (5-6), 365-375.

SCHACHTER, D. 1952. A propos d'une nouvelle Station à *Poppella Guernei* Rich. L'étang de l'Olivier. (B.D.R.). Bull. Inst. océanogr. Monaco 1009, 11 p.

SCHACHTER, D., SENEZ, J., LEROUX-GILLERON, J. 1954. Note préliminaire sur la dystrophie d'un étang saumâtre du littoral méditerranéen, l'Etang de l'Olivier. Vie et Milieu IV (4), 701-706.

SCHACHTER, D. 1954. Contribution à l'étude hydrographique et hydrologique de l'étang de Berre. (B.D.R.) Bull. Inst. océanogr. Monaco 1048, 1-20.

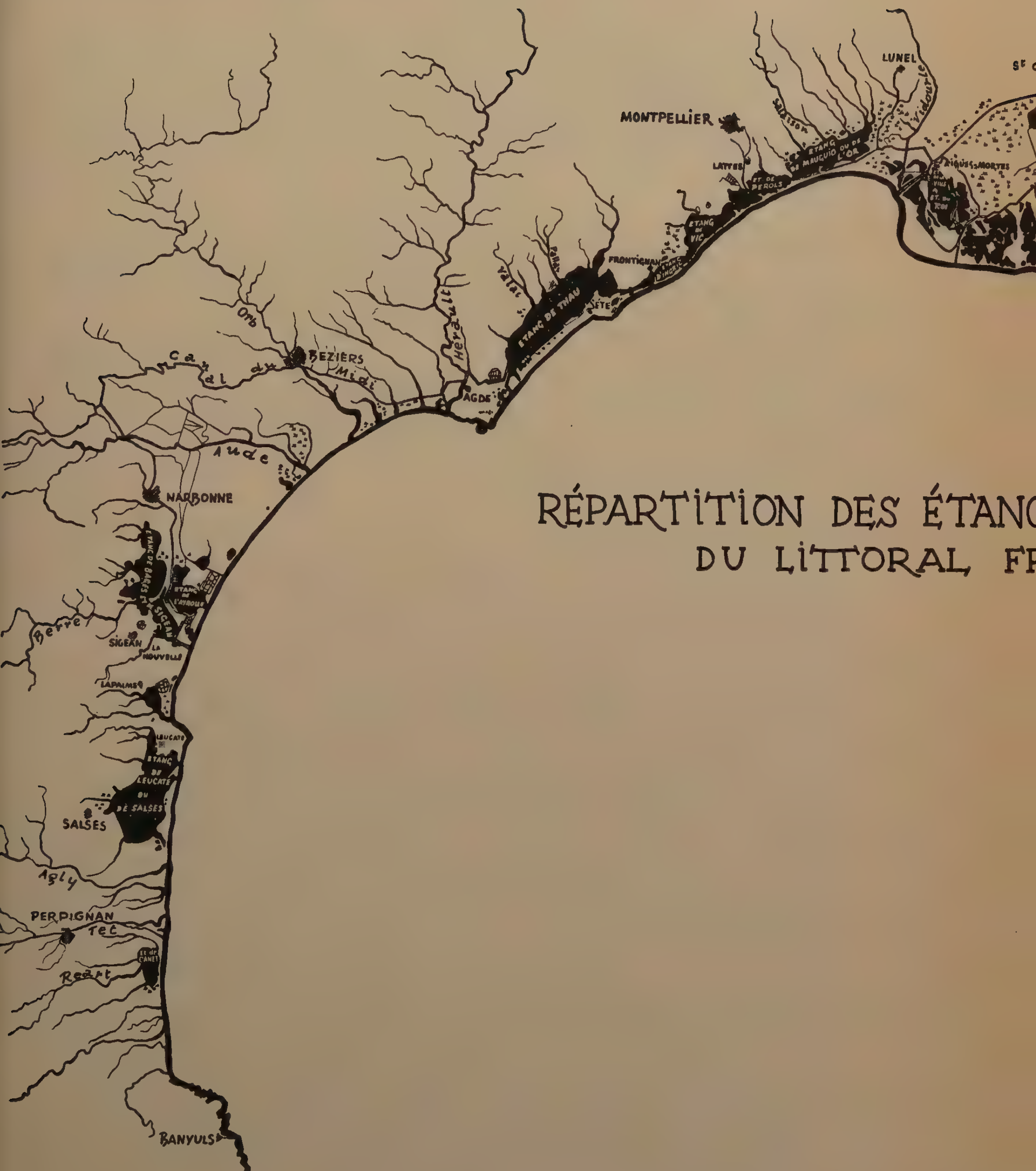
SCHACHTER, D. 1958. Contribution à l'étude écologique d'un étang méditerranéen. Le plancton de l'étang de l'Olivier. Verh. int. Ver. Limnol. XIII, 672-682.

SCHACHTER, D. 1958. Données nouvelles sur l'évolution de quelques étangs du Delta du Rhône (Camargue). Congrès Soc. Savantes, Aix en Provence. (Sous presse).

VÄLIKANGAS, I. 1933. Über die Biologie des Ostsee als Brackwassergebiet. Verh. int. Ver. Limnol. VI, 62-112.

WILLER, A. 1925. Studien über das Frische Haff. I. Z. Fisch. *23*, 3.

N. B. - Ce rapport n'a pu tenir compte d'un article de M. P. AGUESSE. La classification des eaux poïkilohalines, sa difficulté en Camargue; nouvelle tentative de classification. Vie et Milieu, VIII (4) 1957, p. 341-365.


RÉPARTITION DES ÉTANG
DU LITTORAL FR
MONTPELLIER
LUNEL
BEZIERS
AGDE
NARBONNE
SIGEAN
SALSES
PERPIGNAN
BANYULS
ETANG DE THAU
FRONTIGNAN
LATTES
Orb
Herault
Aude
Berre
Agly
Tet
Canal du Midi

Umberto D'Ancona
Istituto di Zoologia e Anatomia Comparata, Università di Padova

THE CLASSIFICATION OF BRACKISH WATERS WITH REFERENCE TO THE NORTH ADRIATIC LAGOONS

If we wish to make a classification of « brackish waters », it is necessary first of all to define what we mean by this term.

I consider the best definition to be that given by Redeke (1933) which defines brackish waters as those which result from the mixing of fresh waters with marine waters.

Both the highly saline littoral waters and the saline inland waters are obviously excluded from this definition. Although there is a tendency in some classifications of brackish waters to include all waters from the fresh waters to the highly saline ones (Brunelli, hyperhaline waters; Hedgpeth, metahaline waters), I do not consider that these latter ones can be entered into the classification which we propose to adopt here, except in reference to waters which are variable above and below the salinity of marine waters, as we shall see in that which follows. If, from a physiological point of view, one is interested in the entire range of waters of increasing salinities up to saturation, it is necessary to point out that when dilute waters and highly saline waters are considered, one has to do with two completely different phenomena: waters with a salinity lower than that of the ocean are the result of mixing with fresh water; highly saline waters are, instead, a consequence of the evaporation and concentration of marine waters.

In the same way I consider it advisable to exclude the saline inland waters from the proposed system of classification. These are not always the result of the mixing of fresh water with relict marine water, but are often the result of leaching out of salts from rocky strata and for this reason they frequently have a saline composition different from the marine one. The composition of marine water on the contrary keeps its proportions, at least within given limits of variation, and this is also true of littoral brackish water.

I believe, therefore, that it is advisable to limit the attempt at classification of brackish waters to those littoral marine waters which become diluted because of the inflow of continental fresh waters.

A second point is that of specifying exactly within what limits it is advisable to use the term brackish water. Opinions on this subject may be quite different owing to local considerations (see Segerstråle). Those authors who work near a sea with low saline content are inclined to consider as

« brackish » only those waters which are strongly diluted. On the other hand, those who work in the neighborhood of seas with a high salinity consider even slightly diluted waters as « brackish » (see D'ANCONA, 1931-33). For this reason the classifications proposed for the brackish waters of Northern Europe have been criticized especially by Mediterranean authors who consider the limits to be too low.

In order to have a classification of universal value it is necessary therefore to extend the term « brackish » to include all waters which are in communication with the sea and are subjected to dilution by fresh waters. It will also be necessary to include in this classification the whole range of waters from

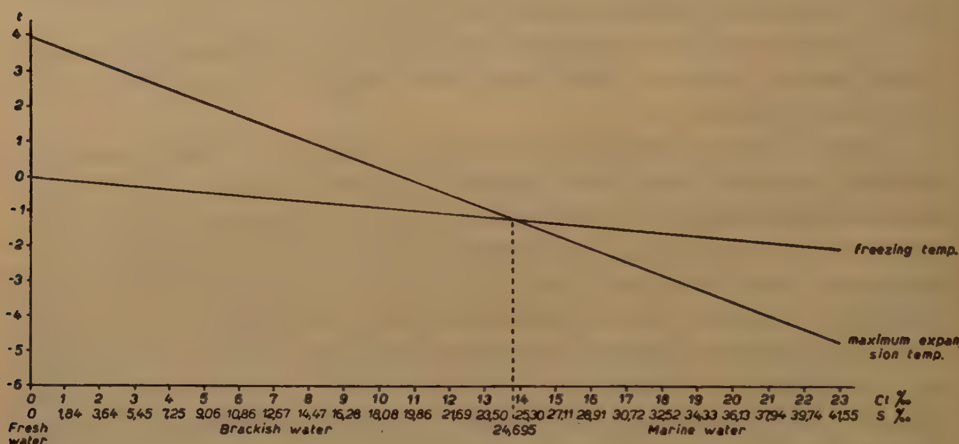


FIG. 1. - Freezing and maximum expansion temperatures of water at different salinities (after KNIPOWITCH).

those which possess a degree of salinity just above that of the common fresh waters to those which have a salinity just below the variations one would find in marine waters not immediately influenced by continental waters.

From this point of view the lower limit established by the classification of REDEKE-VÄLIKANGAS, that is, 0.1 Cl ‰ (corresponding to 0.2-0.5 S ‰) can be accepted. The upper limit indicated in their classification, of 17.0 ‰ Cl (corresponding to 30.0 ‰ S) is, however, less acceptable for the circummediterranean brackish waters. Such a limit proves too low for us, and the limit of 36 ‰ indicated by BRUNELLI is more appropriate to our conditions — even though it is more useful for the Mediterranean than for the Upper Adriatic. The adoption of a flexible limit, say, a range of 34 and 36‰, appears more advisable than to give a precise numerical indication, which would necessarily have to be different according to the salinity of the nearest marine water to which one is referring.

Within this whole series of variations in salinity it would be advisable

to choose some definite intermediate limit having a precise physico-chemical, physiological and ecological meaning.

A critical point having physico-chemical significance has been pointed out by KNIPOWITSCH for the salinity of 24.695 ‰ (Fig. 1). At this salinity the freezing point and the point of maximum density coincide at —1.332° C. Below such a degree of salinity the temperature of maximum expansion of the water is higher than that of freezing. Above such a degree of salinity, however, the freezing point is higher. For this reason KNIPOWITSCH places the limit between brackish water and marine water at 24.7 ‰ S.

This represents an interesting critical point from the physico-chemical point of view and perhaps it also has a corresponding physiological value. At one time, I, too, had accepted such a point as a characteristic limit, but it is too low to be accepted as the upper limit of brackish water. It may be possible to use it, however, as an intermediate limit between two different categories of brackish water. I do not believe other critical physico-chemical points have been put in evidence.

Among the various subdivisions proposed for brackish water, that of REDEKE-VÄLIKANGAS, which distinguishes oligo-, meso-, and poly-haline waters, is certainly simple and practical, for which reason it has had wide use. The limits between these different categories do not seem, however, to be founded on an objective basis and have not been adopted generally. For this reason BRUNELLI has proposed for the Mediterranean different limits for the same categories. Although these are good values for the Mediterranean, they are also only of local significance.

The classification of EKMAN does not present further advantages, seems unnecessarily complicated, and refers to the particular conditions of the Baltic.

If one wishes to make a classification which will apply to all brackish waters, it becomes necessary to search for characteristic limits which permit one to distinguish the types of brackish waters on the basis of the physiological behaviour of living organisms or on the basis of the floristic and faunistic populations of the waters themselves.

The fauna and flora of the brackish waters consist for the major part of euryhaline marine species capable of enduring a certain degree of dilution and, in minor part, of fresh-water species which can endure a certain degree of salinity. Thus one is concerned with euryhaline marine species or fresh-water species endowed with the capacity of osmoregulation or tolerant with respect to the influence of the external concentration on the internal liquids. Characteteristic brackish-water species can also be present in small numbers.

It is of interest to consider the distribution of animals with reference to the different degrees of salinity pointed out by REMANE for the Baltic:

between 35 and 16.5 (15) ‰ the waters are populated by marine species, their numbers decreasing as salinity decreases,

between 16.5 (15) and 8 (10) ‰ there is a mixed marine-brackish environment,
between 8 (10) and 5‰ one has a typical brackish environment,
between 5 and 3 ‰ one has a mixed limnetic-brackish environment,
below 3 ‰ the fresh-water species are increasing.

According to REMANE, between 35 and 25 ‰ salinity only stenohaline marine animals are to be found. At lesser degrees of salinity, however, euryhaline marine species are found. Between 15 and 10 ‰, species of marine origin are still dominant, but animals characteristic of brackish water also begin to appear. These constitute the so-called « hyphalmirobios ». Between 10 and 8 ‰ the number of marine forms decreases sharply, while the brackish water forms find their optimum salinity and some rare euryhaline fresh-water species begin to appear. These latter become increasingly abundant below 6 ‰. At 3 ‰ the bottom fauna is composed predominantly of fresh-water forms. Among these latter some also exist above the limit of 8-10 ‰. *Asellus aquaticus*, for example, can tolerate a salinity as high as 15-16 ‰.

The upper limit of oligohaline waters could be chosen therefore as that degree of salinity up to which the fauna is predominately composed of fresh-water species. On the basis of REMANE's data, such a limit could be fixed at 5 ‰ which is somewhat higher than the limit indicated by REDEKE and VÄLIKANGAS. At 5-6 ‰ according to REMANE there is a minimum total number of species, the number of fresh-water species being strongly diminished and the marine species being still rare (Fig. 2).

A limit between meso- and polyhaline waters could be that point up to which the fresh-water and brackish-water species appear with a certain regularity. According to the diagram of REMANE, and the observations of JOHANNSEN, on the Mollusks of the Randersfjord, such a limit could be placed between 15 and 20 ‰ S.

These two characteristic points, 5-6 ‰ and 15-20 ‰, have been pointed out for the fauna of the Baltic. They have also been adopted by DAHL. It remains, however, to be seen to what extent they can be used for other brackish-water environments.

From the point of view of faunistic distributon the following limits between the various categories of brackish water could, however, be used:

a) the salinity up to which the waters are populated predominately by freshwater forms,

b) the salinity up to which the fresh-water species and the species exclusive to, or characteristic of, brackish water arrive with a certain frequency and regularity.

Waters with a salinity lower than the first limit could be considered as oligohaline waters; those included between the two limits as mesohaline waters. Above the second limit it will be necessary perhaps to establish a further subdi-

vision of the polyhaline waters; the critical point of Knipowitsch could possibly be used for such a purpose.

Perhaps the distinction between the four groups, oligo-, meio-meso-, pleio-meso- and polyhaline, of Välikangas could be maintained but not with the limits indicated by that author. The limits can not be fixed on the basis of chemical data alone; they must be based on faunistic-ecological characteristics so that they can be adapted to all the different conditions observed in brackish waters.

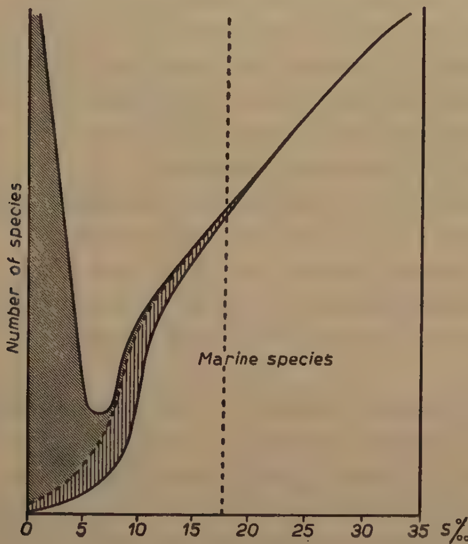


Fig. 2. - Frequencies of freshwater (oblique shaded), brackish water (vertical shaded) and marine species at different salinities in the Bay of Kiel (after Remane).

Furthermore the major deficiency of the classifications of Redeke, Brunelli and Välikangas is that they refer to static conditions, whereas brackish waters, being the result of a mixture of fresh waters and marine waters, present an especially variable saline composition.

The degree of such variability is tied up in the first place with the size of the waters themselves. Where the mixing of fresh and marine waters takes place in a restricted area, the degree of salinity will be more strongly influenced by the variations of inflow of fresh waters than where the mixing occurs in a large area. In this latter case a degree of regulation and compensation for such variations can take place.

Variations of salinity are therefore stronger and more rapid at the mouths of rivers and in estuaries as a result of the variations of flow of the rivers (see Rochford). In the brackish seas, on the contrary, there is a greater

stability because the seasonal variations of the inflow of fresh waters are balanced in a greater area.

For this reason the distinction between:

a) estuaries of rivers,

b) littoral ponds and lagoons, and

c) brackish seas,

has an ecological value, as well as a geographical one, because it is indicative of brackish environments having more or less strong variations (see D'Ancona, 1931-33).

In this sense the distinction of « estuarine waters » and « brackish waters », as proposed by Hedgpeth and followed also by Dahl, can be accepted. However, the characterization of estuarine and brackish waters, based, according to Hedgpeth, on the fact that the first are tidal waters and the second subjected only to seasonal variations does not seem to be justified. In our Adriatic lagoons the tides are, in fact, of considerable importance.

It remains to be seen to what extent the classification proposed by Rochford for the estuaries of Australia can be generalized.

The estuarine waters present more rapid variations that the brackish. The stability of the latter is found to be at a maximum in the brackish seas, where, as in the Baltic (Remane), some brackish-water species are in a limited way stenohaline.

With regard to biological effects, the degree of variability of salinity has a considerable value. In fact, the range in variation of salinity to which the animals are subjected is more important than the average salinity.

Dahl also insists on the importance of such variations. He calls both brackish and estuarine waters poikilohaline as opposed to the homoiohaline fresh and marine waters.

The amplitude of the variations appears to be well demonstrated by the climagraphs adopted by Hedgpeth in which the variations of temperature are also represented. The latter are of particular value in lagoon environments, as has been shown for our Adriatic lagoons by Brunelli and D'Ancona.

The variations of mixing of fresh and marine waters determine, in fact, variations of temperature, oxygenation, pH, nutritive salt content and turbidity as well, as variations of salinity. It is necessary to take account of all these factors in making comparative evaluations of the different brackish environments for biological purposes.

On the basis of these general considerations I wish to illustrate the environmental characteristics of the brackish lagoons of the Upper Adriatic, which have been the object of our research.

Along the arc of the northwestern coast of the Adriatic, from Grado to Comacchio, there extends a series of lagoons formed by the alluvions of the Isonzo, Tagliamento, Livenza, Piave, Brenta, Adige, Po, Reno, and other minor rivers, which flow into the Adriatic from the Po-Venetian plain (Fig. 3).

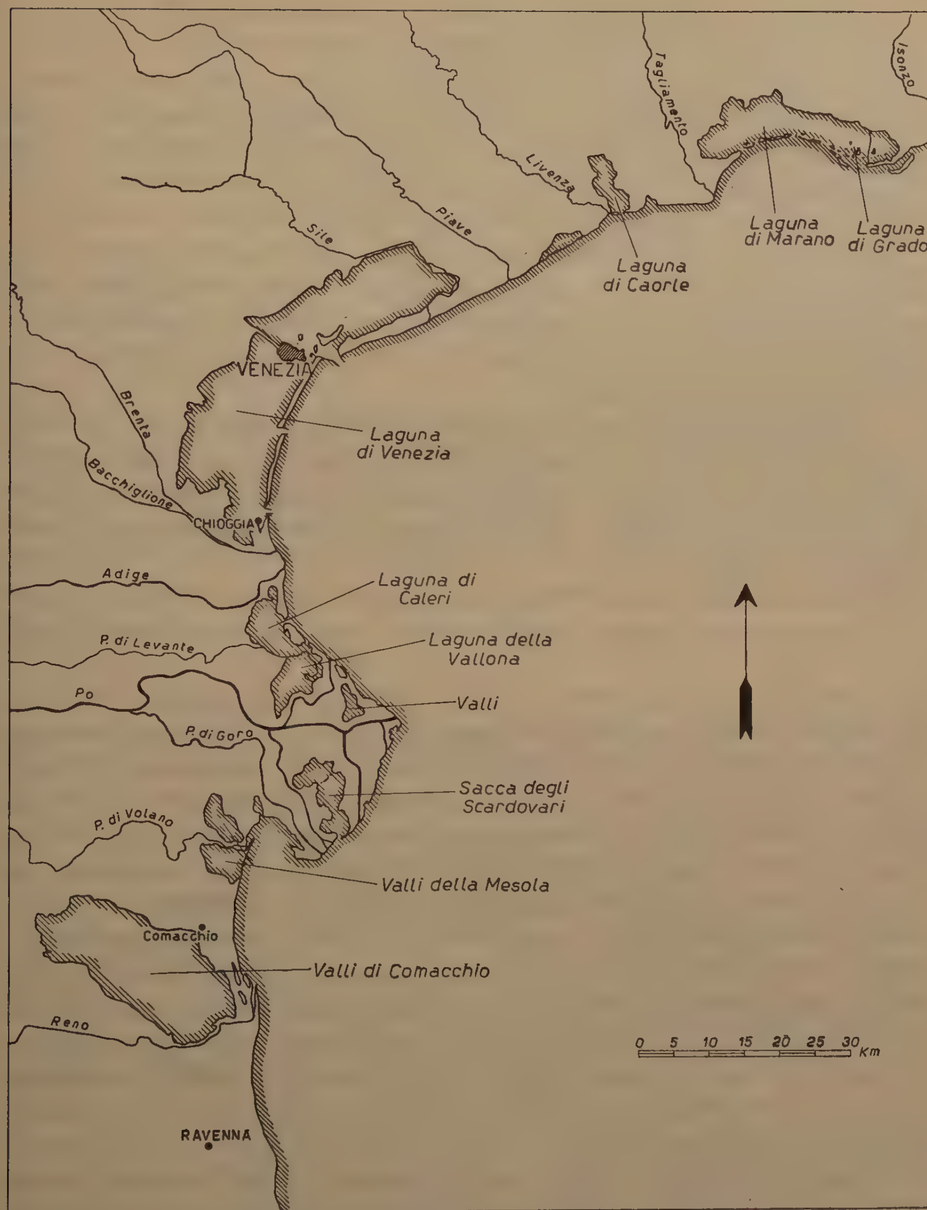


FIG. 3. - Map of the Northern Adriatic lagoons.

The littoral lagoons of Grado and Marano, Caorle, Venice, Caleri, Vallona, the lagoons of the Po delta and those of Mesola and of Comacchio have been formed in this way.

The total area of these lagoons exceeds 120,000 hectares (296,000 acres). Among these the largest are the lagoons of Venice and Comacchio. The com-

mon characteristic of these lagoon basins is their shallow depth and a tidal excursion sufficient to determine a rhythmical inflow of marine water.

With the passing of time, for protection of the mainland from natural forces and because of works of reclamation and the needs of navigation, these lagoons have been more or less altered by the work of man, which has aimed at stabilizing them or draining them for agricultural purposes. A large part of them has been reclaimed and drained in recent times.

The Lagoon of Venice, where work has been carried out for centuries, has acquired conditions of almost complete hydraulic stability. These works have consisted particularly in the diversion of the rivers which empty there and in protection from at the sea by means of « murazzi » (stone dykes) and the damming of the entry canals.

A good part of these lagoons has been transformed into fish farms, « valli da pesca », and therefore extensive tracts of lagoon have been dammed and protected against the action of natural agents. The latter, however, frequently make known their actions by means of floods or heavy seas with consequent destruction of dams.

I will limit myself to describing the principal characteristics of these lagoons and the conditions of salinity which have been noted up to the present time.

1. The lagoons of Grado and Marano, included between the alluvion of the Isonzo and the Tagliamento, form a single body of water, which is divided only partially. This basin has a total surface area of about 12,717 ha (31,400 acres). Here empty the Natissa, Ausa, Corno, Cellina, Stella and other minor rivers. This body communicates with the sea through various openings in the incomplete littoral strand. According to the observations of Faganelli (which, it must be noted, were limited to the months of August-October, corresponding to a period when the rivers are low), the surface salinity of the whole lagoon basin varies in general between 23 and 33 ‰. The salinities are lower in the vicinity of the tributary streams, and higher near the mouth at the sea. In spite of the shallow depth of the lagoons, stratification of the water is often noticed. At the bottom the salinity is generally higher than 31 ‰. During the same periods one also finds salinities of 28-33 ‰ in the sea outside the lagoon.

When the rivers are high, the salinity probably drops. According to the publication « Bonifica e vallicultura » a salinity of 16.3 ‰ was observed in July at a certain lagoon station in comparison to 35.1 ‰ for September at the same station. Busulini, at the Lagoon of Marano, has also observed degrees of salinity varying from 3.4 in the neighborhood of the river mouths to 30.8 in the vicinity of the opening to the sea.

The waters of the Lagoon of Grado Marano are, therefore, according to the classification of Redeke-Välikangas, polyhaline with local variations of 10 and even 20 ‰.

2. The original Lagoon of Caorle, which extended from the mouth of the Tagliamento to that of the Livenza, has been greatly reduced in recent times through drainage for agrarian reclamation. At present, in addition to about one hundred ha (247 acres) of free lagoon, there is also a surface area of 1596 ha (3940 acres) formed by some « Valli da pesca » (Altanea, Caccia, Perera, Zignago, S. Gaetano and Valnova.

VATOVA, in some observations completed in these Valli, found for Valle Zignago an average salinity of 5 ‰, and FAGANELLI has found salinities in May varying from 4.6 to 6.7 ‰. In Valle Perera the latter found salinities from 2.9 to 4.4 ‰. In Canale Nicesolo, where these two are neighboring, there is a strong stratification; the salinity observed by FAGANELLI was 2.2-2.8 ‰ at the surface and 23.4-27.5 at a depth of 7-8 m. In the past, when the Lagoon of Caorle was larger, there was a greater influx of marine waters. For this reason NORSA, in 1928, before the system of valli was established, observed for the Palude Zignago 15.9-19.4 ‰ and for the Palude Perera 20.2-21.9 ‰.

With the damming of the remainder of the Lagoon of Caorle to make fish farms (Valli), the general result has been that the more internal valli have become oligohaline, while those nearer to the sea (Valle Nova) have remained mesohaline.

3. The Lagoon of Venice, which extends from the Piave to the Brenta, has a total area of 54,889 ha (135,000 acres). At present only a few unimportant rivers, such as the Dese, empty there. Its communications with the sea are maintained to assist navigation and this allows an abundant renewal of marine waters. The lagoon can be thought of as three distinct bodies of water, one northern, one central and one southern, fed by the three entry canals of Lido, Malamocco and Chioggia. The part of the lagoon nearer the sea is indicated as « laguna viva »; the more internal part, formed in part by valli as « laguna morta ». In the northern part of the lagoon the average salinity is, according to PICOTTI, 27-28 ‰. Toward the lagoon margin, near the Dese and Osellino rivers, it drops to 3.5 ‰. In the northern lagoon zone the annual range was 7.2 ‰ in 1930 and 8.8 ‰ in 1931.

Research completed by FAGANELLI (1954) in the southern basins of the lagoon in the Porto-Canale of Chioggia has shown: annual averages of 32.5-33.7 ‰ for the outgoing tidal current, in comparison to 33.5-34.6 ‰ for the incoming tidal current; and monthly averages of 28-35 ‰ for the first and 30-37 ‰ for the second. In the interior of the lagoon the salinity decreases toward the peripheral parts, where salinities lower than 10 ‰ are reached. On the average the annual variations in the more external parts of the lagoon in 1948 did not exceed 8 ‰, while in the interior parts variations exceeded 15 ‰.

In the central lagoon basin of Malamocco, again according to FAGANELLI, annual means (1949-50) of 34.9 ‰ were found for the outgoing tidal current and 35.2 ‰ for the incoming tidal current. In the winter in the more internal

parts of this basin one has salinities of 17-20 ‰, while in the summer, owing to evaporation, 37-42 ‰ are reached.

We can, therefore, consider the waters of the Lagoon of Venice on the whole as polyhaline with variations lower than 10 ‰ in the parts nearer to the sea, but with seasonal variations considerably higher. The seasonal variations can even exceed 20 ‰ in the more internal parts which are subjected not only to the inflow of running waters, but, more important, to actions of precipitation and evaporation and for this reason they can even have hyperhaline waters.

The effects of this condition are especially felt in the so-called « Laguna morta ». In one valle (Valle Serraglia), B. SCHREIBER (1930-31) noted in different parts variations of salinity between 9.7 and 46.5 ‰.

4. The Lagoon of Caleri and Pozzattini is included between the Adige and the Po di Levante. Besides a tract of open lagoon (Palude Boccavecchia, basins of the Po di Tramontana and of Caleri), it includes some valli (Boccavecchia, Passarella, Cannelle and Spolverina) with a surface area of 877 ha (2,163 acres). In the Palude Boccavecchia, FAGANELLI (1949-51) has observed salinities varying between 24.6 and 33.5 ‰. In the adjacent valli, according to the points chosen and the seasons, the range in salinity varies from 23 to 62.7 ‰. Other data on the salinity of these valli have been collected by VATOVA (1953), especially in reference to the rapid substitution with fresh water which took place on the occasion of the flood of the Po in 1951.

It can be said that we are concerned here with waters which are generally polyhaline and which at some times and at some points during the period of strong summer evaporation can become hyperhaline. This phenomenon occurs in particular in those valli which are not fed by inflowing fresh water streams.

5. The Lagoon of Vallona is situated between the Po di Levante and Po di Maestra. It consists of a tract of free lagoon plus a certain number of valli with a total surface area of 3,233 ha (7,980 acres).

In the free Lagoon of Vallona, FAGANELLI has observed salinities varying between 10.2 and 36.9 ‰. Owing to the discharges of the Po di Levante, a dead branch of the Po, this lagoon presents, in general, a lower salinity than the Lagoon of Caleri, a decided stratification of the waters, and because of outgoing and incoming tidal currents, strong variations in salinity which can reach 20 ‰. In one of the valli of this system of lagoons, the Valle S. Leonardo, FAGANELLI has noted variations between 17 and 30 ‰. In other valli increases up to 53 ‰ have been observed during the summer months. During the winter months, however, there have been drops down to 3.3 ‰ (Valle Moraro). This system of valli suffered particularly during the flood of the Po in 1951, at which time marine water was completely substituted by fresh water.

In spite of this substitution the bottom was not completely washed out, although it was washed out more strongly in those valli in which the fresh water remained for a longer time (Vatova, Faganelli).

This lagoon system can also be considered polyhaline on the whole, with very sensitive seasonal variations and strong increases in salinity during the summer months. In the winter, the waters can also become meso- and even oligohaline, but this is only a temporary condition.

6. Some valli (Valli Ca' Zuliani, S. Carlo and Boccasette) which are included between the Po della Pila and Po della Maestra have a surface area of 873 ha (2,155 acres). In July of 1954 surface salinities of 20.2-29.6 ‰ were found in Valle Ca' Zuliani and 27.6-29.1 ‰ in Valle S. Carlo. In November 1946 the salinities of these two valli were 25.7 and 32.6 respectively.

These valli also have polyhaline waters.

7. The Lagoon or Sacca degli Scardovari has an area of 3,184 ha (7,860 acres). Various valli (Grata, Ca' Renier, Papadopoli, Canalino, Donzella), adjacent to the Sacca, provide a total surface area of 2,200 ha (5,425 acres); these are included between the Po di Tolle and the Po della Donzella.

Faganelli has observed salinities varying between 10.5 and 30.5 ‰ in the Sacca degli Scardovari depending upon the positions of the tides. Values higher than 20 ‰ are rarely reached in the more internal part of the Sacca. In the adjacent valli, however, one finds salinities between 9.5 and 23.7 ‰.

The Lagoon of the Scardovari can in general be considered polyhaline but in the adjacent valli the waters are in general mesohaline.

8. The Lagoon of the Mesola between the Po di Goro and the Po di Volano, is formed from the Valle Vallona and the Valli di Cannaviè. These partly reclaimed valli cover an area of about 3,200 ha (7,900 acres). Brighenti has noticed there rather high salinities, ranging from 17 to 42 ‰. This lagoon is prevailingly polyhaline and in the summer months normally hyperhaline.

9. The large lagoon system of the Valli of Comacchio, reduced by repeated reclamation and destined to become almost completely reclaimed in the near future, lies between the Po di Volano and the Reno river. At present it has a surface area of about 29,000 ha (71,600 acres). The salinity pattern presented by this system is quite varied and has undergone strong variations according to the progress of the works of reclamation and the alternating conditions which have caused it to be in greater or lesser comunication with the sea.

Some determinations made in March 1954 in the Valle del Mezzano, the

larger and more internal part of the Lagoon of Comacchio, have given figures of 20-22 ‰ S. The salinity in the Valle Magnavacca was 16.4 ‰ at the same time.

In summarizing the above, we can say that the littoral lagoons of the North-Western Adriatic are prevailingly polyhaline. Among the various systems considered, that of the Sacca degli Scardovari reaches lower salinities with waters prevailingly mesohaline. The oligohaline waters are not very extensive; they are limited to the margins of the lagoons and some valli (Valli di Caorle) and to areas near the freshwater outlets.

Conditions more or less similar are observed in the other littoral brackish ponds of the Mediterranean, where oligohaline waters are exceptional, mesohaline waters are more frequent, and polyhaline waters are quite common. The latter is probably the general condition also in the subtropical brackish lagoons (see HEDGPETH).

The predominant characteristic of these lagoon systems is the strong variation to which the waters are subjected not only with respect to salinity but with respect to temperature and other environmental factors. Here one finds diurnal variations of salinity caused by tides and also other stronger variations correlated with changes in the flow of the rivers and the climatic conditions. The latter cause the summer salinity to climb to values higher than those of the sea and the winter salinity to fall to relatively low values. Consequently, the variations in salinity which are often higher than 10 ‰ and often higher than 20 ‰ are more important for the fauna of our lagoons than the salinity content itself.

It is essentially to these variations that one must relate the faunistic distribution of the mobile species (plankton, fish and cephalopods); many enter the lagoons only in certain seasons, principally in spring and summer. The sedentary or fixed species are, then, much more influenced by this variation of the salinities. For these species we notice a progressive reduction in their number proceeding from the parts of the lagoon nearest to the sea toward those more internal. Similar progressive reductions of the number of species have been noticed in particular for the Cirripeds (RIGO) and for the Polychaete Syllids (COGNETTI).

The fauna of these lagoons is on the whole typically marine, but greatly impoverished in comparison to that of the adjacent sea and limited to the more characteristic euryhaline and eurytherme species.

In these Adriatic lagoons one can hardly speak of a true brackish-water fauna, although some species are particularly frequent in such waters. This is the case for the Rotifers; PASQUALI, in the Lagoon of Venice, has observed a greater abundance of species in the more diluted zone of the « laguna morta » than in the more saline zone of the « laguna viva ». Among these, some species *(Colurella, Brachionus, Synchaeta)* can be considered typical of brackish

waters. However, the greater part are fresh water species which are tolerant toward salinity. CANNICCI also finds a dominance of Rotifers in the zooplankton of Mediterranean brackish-water ponds.

In the case of other planktonic forms (larvae of Gastropods and Lamel-

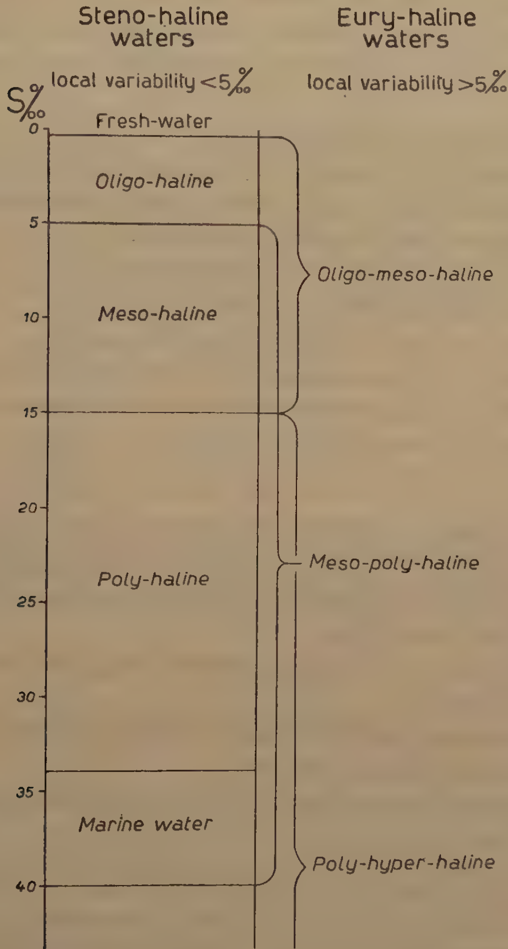


FIG. 4. - Proposed classification of brackish waters (see text).

libranchs) a greater abundance of individuals has also been found in the more internal lagoon-area than in the « laguna viva » (RANZOLI). But in all these cases, one can speak of an autochthonous lagoon plankton formed by euryhaline species of marine and fresh water origin, rather than of a typical plankton of brackish water. A form exclusive to brackish water which has made its appearance in our lagoons, is *Mercierella enigmatica*. Analogous observations have

been made by PETIT and SCHACHTER for the « étangs » of Southern France, where they observe species or local races characteristic of such water.

On the whole one cannot say, however, that in the Adriatic lagoons there is a true and exclusive brackish-water fauna, even though some single member may be an habitual guest.

The formation of a brackish water fauna requires a fairly large body of water and a certain temporary stability, such as that which occurs in the Baltic, and also an ancient origin, such as that characteristic of the Ponto-Aralic-Caspian fauna.

Therefore in creating a classification of the brackish waters it is also necessary to take account of the more or less ancient origin of the brackish water.

In the evaluation of the diurnal, seasonal and occasional variations in salinity it is necessary to keep in mind in particular:

a) whether the in-flowing rivers are at a high or low stage,

b) the action of the tides and tidal currents,

c) the stratification of salt and fresh waters.

As an example of a classification based, not only on static criteria and annual averages or on single observations, but on the degree of the variations of salinity, we could distinguish the following categories of brackish waters (Fig. 4):

steno-oligohaline waters, at salinities between 0.4 and 5 ‰,
oligo-mesohaline waters, with variations between 0.5 and 15 ‰,
steno-mesohaline waters, at salinities limited between 5 and 15 ‰, with variations not higher than 5 ‰,
meso-polyhaline waters, at variations between 5 ‰ and the normal salinity of the adjacent sea,
steno-polyhaline waters at salinities between 15 ‰ and the salinity of the sea, with variations not higher than 5 ‰,
poly-hyperhaline waters, with variations below and above the degree of salinity of the free sea.

This listing is given with the intention that it have a provisional value only.

It will be necessary first of all to introduce into the classification the criterion of the amplitude of the variation, which, as we have seen, can sometimes be lower than 5 ‰ and other times higher than 20 ‰. I believe that waters which do not exceed annual variations of 5 ‰ are to be considered stenohaline.

The limit between the various categories and the degrees of variation will be, however, better established on the basis of comparative observations, carried out in different environments. I do not believe I am able to make definite proposals at this time; these will result from the discussion which will develop during the Symposium.

RIASSUNTO

Classificazione delle acque salmastre con riferimento alle lagune dell'Alto Adriatico

Viene definito il concetto di acqua salmastra, indicati i limiti tra i diversi gradi di salinità, ricercati eventuali punti critici adatti a classificare le acque stesse. Viene posta in particolare rilievo la variabilità della salinità e degli altri fattori ambientali e in conseguenza la necessità di classificare le acque salmastre, più che sulla base di un grado di salinità media, sull'ampiezza della variabilità di questa.

Sono quindi elencate a titolo di esempio le caratteristiche ambientali delle diverse lagune adriatiche, che sono prevalentemente di tipo polialino.

In conseguenza viene proposta una classificazione a carattere dinamico piuttosto che statico, basata, oltre che sulla salinità media, sull'ampiezza della sua variabilità.

Sono proposte le seguenti categorie:

1. acque steno-oligoaline, a salinità inferiori al 5 ‰,
2. acque oligo-mesoaline, con ampie variazioni tra 5 e 15 ‰,
3. acque steno-mesoaline, comprese tra 5 e 15 ‰, ma con variazioni non superiori a 5 ‰,
4. acque meso-polialine, con ampie variazioni tra 5 ‰ e la salinità marina normale,
5. acque steno-polialine, con salinità comprese tra 15 ‰ e quella normale del mare, ma con variazioni inferiori al 5 ‰,
6. acque poli-iperaline, con variazioni sotto e sopra la salinità marina normale.

I limiti indicati hanno soltanto valore approssimativo, perchè viene rilevato il significato locale di ogni limite tra diverse classi di salinità.

BIBLIOGRAPHY

Busulini, E. 1955. Osservazioni ecologiche sul popolamento lagunare sottobasale nella laguna di Marano. Atti I Conv. friulano Sci. nat. Udine, 40.

Brighenti, D. 1929. Ricerche biologiche sulle valli salse della Mesola. Boll. Pesca Piscic. Idrobiol. V, 492.

Brunelli, G. 1934. Le caratteristiche biologiche dell'ambiente lagunare e degli stagni salmastri. Boll. Pesca Piscic. Idrobiol. X (1).

Cannicci, G. 1939. Prime osservazioni sul plancton di alcuni stagni salmastri mediterranei in rapporto alla salinità. Boll. Pesca Piscic. Idrobiol. XV, 109.

Dahl, E. 1956. Ecological salinity boundaries in poikilohaline waters. Oikos VII, 1.

D'Ancona, U. 1931. Faune et flore des eaux saumâtres (Première Partie). Rapp. Comm. int. Mer Médit. VI, 123.

D'Ancona, U. 1932. Faune et flore des eaux saumâtres (Deuxième Partie). Rapp. Comm. int. Mer Médit. VII, 151.

D'Ancona, U. 1933. Faune et flore des eaux saumâtres (Appendice). Rapp. Comm. int. Mer Médit. VIII, 167.

D'Ancona, U. 1954. Fishing and fish culture in brackish-water lagoons. FAO Fish. Bull. VII (4).

D'ANCONA, U. 1957. Comparsa di *Argulus* nella Laguna di Venezia. Arch. Oceanogr. Limnol. XI, 113.

EKMAN, S. 1935. Tiergeographie des Meeres. Leipzig.

FAGANELLI, A. 1954. Il trofismo della Laguna Veneta e la vivificazione marina. I. Ricerche Idrografiche. Arch. Oceanogr. Limnol. IX, 11.

FAGANELLI, A. 1956. Osservazioni chimico-fisiche sulle acque della Laguna di Marano-Grado. Atti Ist. veneto, CXIV, 127.

HEDGPETH, J. W. 1951. The classification of estuarine and brackish waters and the hydrograpic climate. Rep. Comm. mar. Ecol. 1950-51, *11*, 49.

HEDGPETH, J. W. 1953. An introduction to the zoogeography of the northwestern Gulf of Mexico with reference to the Invertebrate fauna. Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas, III, 107.

KNIPOWITSCH, N. M. 1932. Hydrologie und Hydrobiologie des Asowschen Meeres. Abh. wiss. Fisch. Exped. Asow Schwarzen Meer, *5*.

MINISTERO DEI LAVORI PUBBLICI e MINISTERO DELL'AGRICOLTURA E FORESTE. MAGISTRATO ALLE ACQUE 1937. Bonifica e vallicoltura nei riguardi idraulici, igienici ed economici. Roma.

NORSA, G. 1928. Studio chimico-fisico delle valli lagunari. Il Nicesolo e le valli di Caorle. Uff. idrogr. Magistrato Acque, Venezia, Pubbl. *127*.

PASQUALI, A. 1940. Ricerche preliminari sui Rotiferi della Laguna Veneta. Mem. R. Com. talassogr. ital. CCLXXXIII.

PETIT, G. 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. Vie et Milieu, IV, 569.

PETIT, G. et SCHACHTER, D. 1951. Le problème des eaux saumâtres. Année biol. XXVII, 533.

PICOTTI, M. 1936. Il regime alino nelle acque lagunari venete. Nota II. Atti Ist. veneto, XCV, pt. II, 237.

REDEKE, H. C. 1922. Zur Biologie der niederländisches Brackwasser-typen (Ein Beitrag zur regionalen Limnologie). Bijdr. Dierk. XXII, 329.

REDEKE, H. C. 1933. Ueber den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. Verh. int. Ver. Limnol. VI, 46.

REMANE, A. 1934. Die Brackwasserfauna. Zool. Anz. Suppl. Bd. VII, 34.

REMANE, A. 1940. Einführung in die zoologische Oekologie der Nord- und Ostsee. Tierwelt N.-u. Ostsee, I.

ROCHFORD, D. J. 1951. Hydrology of the estuarine environment. Proc. Indo-Pacif. Fish. Coun. 1950, 157.

SCHREIBER, B. 1931. Variazioni dell'ambiente chimico-biologico delle valli lagunari. Arch. zool. (ital.), Napoli, XVI, 526.

SEGERSTRÅLE, S. G. 1958. Brackishwater classification. A historical survey. (This Symposium).

VÄLIKANGAS, I. 1933. Ueber die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. Verh. int. Ver. Limnol. VI, 62.

VATOVA, A. 1953. Sulle condizioni della Laguna di Caorle e di alcune sue valli da pesca. Agricoltura d. Venezie, VII (2).

VATOVA, A. 1953. Conseguenze dell'alluvione del Po sulle valli salse da pesca dei Polesini Vecchi. Nova Thalassia, II (1).

VATOVA, A. 1953. Un triennio di ricerche sulle valli salse da pesca. Nova Thalassia, II (2).

VATOVA, A. e FAGANELLI, A. 1951. Le valli salse da pesca del Polesine. Nova Thalassia, I (10).

DISCUSSION

HEDGPETH:

Although these words seem formidable at first glance, I am glad to see a proposal that includes the entire salinity range of marine-related waters. Perhaps I have not made myself clear that I intended to include only the range up to approximately the precipitation of gypsum, and not the inland brines. As to the division of lagoons proposed, this is much the same as our field experience in Texas, where we recognize the pass, or « ectozone », the middle, and the inner bay. There are difficulties in systematics which make it difficult to characterize these waters by particular species. Further, I do not think a single salinity figure should be set for the limits of these zones.

J. W. Hedgpeth

Pacific Marine Station, Dillon Beach, California

SOME PRELIMINARY CONSIDERATIONS OF THE BIOLOGY OF INLAND MINERAL WATERS

> One day I rode to a large salt-lake, or Salina. ...During winter it consists of a shallow lake of brine, which in summer is converted into a field of snow-white salt. ...Parts of the lake seen from a short distance appeared of a reddish colour, and this perhaps was owing to some infusorial animacula. The mud in many places was thrown up by numbers of some kind of worm, or annelidous animal. How surprising it is that any creature should be able to exist in brine, and that they should be crawling among crystals of soda and lime! And what becomes of these worms when, during the long summer, the surface is hardened into a solid layer of salt? Flamingoes in considerable number inhabit this lake, and breed here; throughout Patagonia, in Northern Chile, and at the Galapagos Islands, I met with these birds wherever there were lakes of brine. I saw them here wading about in search of food — probably for the worms which burrow in the mud; and these latter probably feed on infusoria or confervae. Thus we have a little living world within itself, adapted to these inland lakes of brine... Well may we affirm, that every part of the world is habitable! Whether lakes of brine, or those subterranean ones hidden beneath volcanic mountains — warm mineral springs — the wide expanses and depths of the ocean — the upper regions of the atmosphere, and even the surface of perpetual snow — all support organic beings.
>
> Charles Darwin, Voyage of H. M. S. Beagle, Ch. IV.

Introduction.

The « little living world » of salt lakes, whether in Patagonia where Darwin saw it, the remote recesses of Siberia, or in the midst of well settled lands, presents many interesting problems. First of these is of course the problem of physiology: how can plants and animals reproduce and live in such environments, and is there indeed any reasonable environment, short of excessively hot springs or completely poisonous mineral springs, in which something does not live? It would seem, as Darwin remarked, that something must live almost anywhere, and organisms have been found in many substances that would poison man, including crude oil pools, sulphur springs and acid mine drainages.

Then there is the problem of evolution: Are the phyllopods we find in

brines and alkalis historical relicts of an older environment, or simply systematic relicts of fresh water origin, now specialized, like many of the insects, for life in minimal environments free from the competition by predators that beset the inhabitants of fresher lakes and streams? While it seems more probable that such organisms are specialised immigrants, as BEADLE (1943 b) suggested, it is of interest to note that some of the speculations on the origin of life involve the synthesis of proteins in an implausible mixture of H_2S, HCN, NH_3 and CH_2O, and it is not inconceivable that some infinitely primitive form of life may have had its origin in the peculiar conditions of inland mineral waters. Many of the forms of life found today in various mineral waters are comparatively simple, e. g., various algae, rhizopods and flagellates. Perhaps this is because such organisms by virtue of their relative simplicity can cope with the chemo-physiological problems inolved. More highly organized types of life in such waters are usually equipped with some impermeable integument, and have reduced contact with the external milieu to a necessary minimum for feeding and respiration (many are air-breathers). The ability of the petroleum fly, a scavenger on organisms trapped in pools of crude oil, to live in such a medium is attributed to its impermeable integument. Nevertheless, the animal must be capable of excluding heavy hydrocarbons while taking in food (THORPE, 1931 a). At the other extreme, suggesting the chemical ability of comparatively simple organisms (bacteria also, but not being considered here), is the occurrence of 9 species of green algae and protozoa in acid mine drainages on Indiana in a pH of 1.8. In all, 11 genera of flagellates, 7 rhizopods, and 12 ciliates were found in pH of 3.9 or lower. Some Gammarus were found in pH 2.2-3.2, and several insects, including caddis fly larvae, occurred in pH as low as 2.3 (LACKEY, 1938).

In this context it would be interesting to rediscover that curious organism, *Salinella salve*, which consisted of a simple tube formed by a single layer of cells, cultured from an Argentinian brine in concentrations up to 50‰ by FRENZEL (1892). If this organism is what it purports to be (or is it a peculiar protozoan colony?), it suggests a line of evolution of peculiar phylogenetic as well as physiological significance. In the meanwhile, we can only agree with J. ARTHUR THOMSON (1929, p. 166), who remarked: « It must be confessed that some corroborative evidence in regard to this peculiarly simple animal is much to be desired ».

Indeed, corroborative evidence of one kind or another for the great majority of the inhabitants of inland mineral waters is much to be desired. Records are often fragmentary, with vague geographical references and little information on the chemical condition of the environment other than that it is « saline », « brackish », « alkali », or « saltier than sea water ». Furtive systematic notes are seldom followed up, and otherwise excellent systematic monographs provide no data on chemical conditions whatever. Admittedly such information requires the services of a chemist, and the geochemical

inventory is at best spotty. Thanks to the current interest in geochemistry, we may expect a more adequate inventory of such waters in the not too distant future, but for the purposes of the biologist it is desirable that the analyses be made from samples taken at the same time organisms are collected rather than from an evaporated residue or a solution collected at another time of the year: « It is important to obtain exact data as to the salinity of the medium at the actual spot where the insects are collected » (THORPE, 1931 b).

Indeed, full appreciation of the ecology of organisms in inland waters requires knowledge of the fluctuations of chemical composition throughout the year, as indicated by such studies as those of MANN (1958) and TUCKER (cited therein).

Another, and perhaps Utopian ideal, is that we have some indication of the comparative abundances of the organisms. However, since many of these environments are intermittent or occur in out of the way places, our records of the biota of many of them are based on single and often fortuitous collections. The quantitative ecology of inland mineral waters is yet to be adequately investigated, although the recent paper by ANDERSON (1958) is a praiseworthy exception. Many small inland mineral waters are comparatively simple ecosystems with apparently high productivities. Little Borax Lake, near Clear Lake, California (for description see ESSIG, 1948) is at times so densely populated by brine flies, *Ephydra hians* that it seems to be almost solid jelly (R. L. USINGER, pers. comm.) This species is reported to feed on blue green algae. Little Borax Lake, said to be strongly alkaline, is also the habitat of a copepod, *Diaptomus natriophilus* (LIGHT, 1938). The brine fly occurs in such quantities in Mono Lake that the pupae were an important source of aboriginal food.

Another brine fly that occurs in massive numbers is a Chironomid, *Haliella brevimana* (as *H. taurica* in CHERNOVSKY, 1949), found in brines and salterns from Spain to the Crimea (WÜLKER, 1957).

Some inland saline lakes and hypersaline lagoons or lakes near the sea, apparently barren at first glance, are rich in bacteria and organic matter; rich enough in fact to support large flocks of flamingos, as DARWIN observed. Some of the muds from flamingo breeding grounds were found to contain as high as 80-90 % organic matter by dry weight (ALLEN, 1956).

Our lack of knowledge of some of these more interesting environments is doubtless due to circumstances, as HUTCHINSON (1957, p. 564), remarks: « The choice of lakes studied by limnologists may be biased by accessibility to centers of learning, while that of Clarke [a geochemist] may be biased by interest in the commercial exploitation of salts ». This does not explain the comparatively little work done on Great Salt Lake, in spite of the interest shown 30 years or so ago (ALLEE, 1926; DAINES, 1917; VORHIES, 1917; WOODBURY, 1948), but it is understood that important studies on Great Salt Lake are now in progress.

In this admittedly preliminary survey, the principal emphasis will be given to the animal life of some of the inland saline and mineral environments that have come to notice, with the full realization that there are many more which have not been noticed because of the scattered publication of observations. It is hoped that enough will be presented, however, to stimulate further interest in obtaining a biological and chemical inventory of these environments.

Types of inland mineral waters.

The differences in chemical composition of inland mineral waters, both on a seasonal (some temporary or intermittent waters vary from almost fresh to near saturation as the season progresses), and regional basis, and our incomplete information make any classification difficult. Often such waters are referred to as « saline », and for limnological purposes this usage is sanctioned by Hutchinson (1957, p. 553), who defines salinity « as the concentration of all the ionic constituents present ». However, he recognizes three types of inland saline waters: chloride-, sulfate-, and carbonate waters, also noting that « all possible intermediate mixtures exist ». Bond (1935) classified mineral waters resembling sea water (e. g., Great Salt Lake) as thalassohaline, and waters of markedly different composition as athalassohaline. In view of the peculiar non-marine biota of inland mineral waters, these terms are somewhat misleading, and a classification which recognizes mineral differences and concentrations is more realistic. Zernov's (1949) system can hardly be called a classification, but is simply a general description. Eventually it should be possible to recognize biological differences as well, although at the present time there are too many records of organisms from « strongly alkaline », « bitter » and « nearly saturated» waters to permit this. The classification of thermal waters proposed by Vouk (1950) as « biological » takes mineral as well as floristic differences into consideration. Probably the differences in non-thermal mineral waters are essentially the same. Temperature (except at extremes) may not be as important as mineral composition in determining the biota of thermal waters. Brues (1939) noted the occurrence of several species in Indonesian thermal waters of low mineral content which do not occur in mineral waters of similar temperatures. This author, however, is convinced that temperature is the principal factor governing the life of thermal waters (Brues, 1932).

Mineral springs, as distinguished from open ponds and lakes, are free from the changes associated with rainfall, surface drainage and drought, and are therefore more stable in concentration as well as composition. Such mineral springs are usually referred to in terms of the principal salt, e. g., sulfur spring, carbonate spring, etc. An extensive literature on the biological aspects of European mineral springs exists, and a classification has been proposed by Pax (1946), and Zavrel and Pax (1951).

In the western United States it has been the long established custom to

refer to waters rich in carbonates as alkali, or « black alkali », and to sulfate waters as « bitter »; according to Webster's Unabridged Dictionary, alkali is « soluble mineral matter, other than common salt, contained in mineral soils or natural waters ». Alkali in this sense is an integral part of the western vocabulary, and like so many other, words came from Spanish although it is an arabic word and originally referred to the ash of the saltwort. It is interesting to

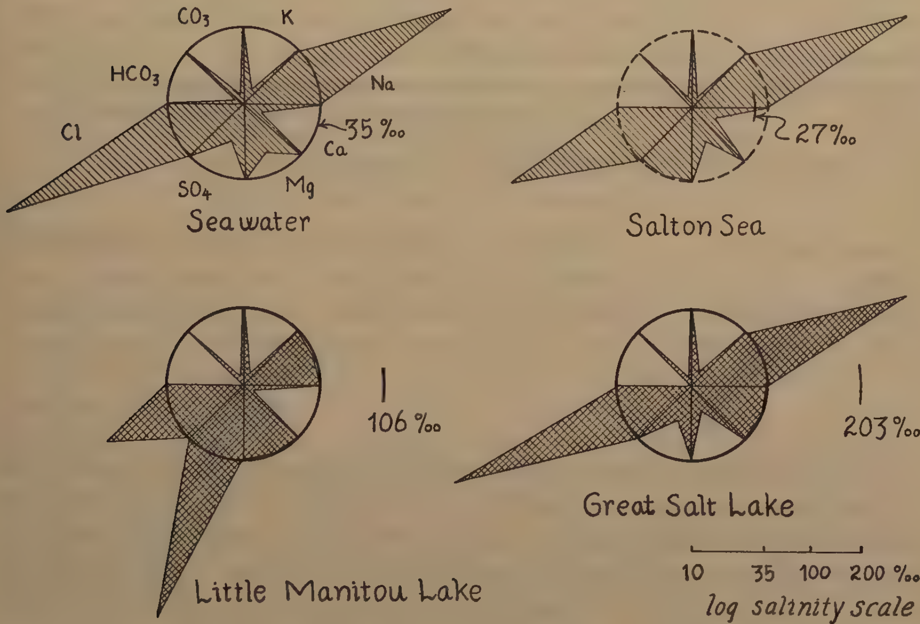


Fig. 1. - Ionic field diagrams of various waters; sea water after Maucha, 1932; source of others indicated in Table I.

note that the distinction between saline and alakli has been recognized in this popular sense, even if some limnologists continue to refer to all such mineral lakes as « saline ».

In any event, whatever classification is ultimately adopted, it would seem inadvisable to extend a classification based on sea water to the variable inland waters, even when the salinity, it the broad sense, corresponds to the brackish water series. A number of authors have recommended further use of Maucha's (1932) ionic field diagrams, without, however, converting their own data as examples. Since such diagrams indicate proportions, some further indication of the total concentration would enhance their value. As examples, I have constructed diagrams for the Salton Sea, Little Manitou Lake, and Great Salt Lake (Figure 1) by crude geometrical means, from the data presented

in Table 1 (1). In order to indicate total concentrations, a log scale for salinity, with 10 ‰ at the center and 35 ‰ at the circumference of the circle, was arbitrarily established. For salinities below or equal to sea water, the circle is left incomplete and the polygons shaded by diagonal lines. Concentrations greater than sea water are indicated by a slightly heavier circle and cross hatched shading on the polygons. For salinities in lower ranges it would be necessary to establish the scale at one for the center, etc.

Table 1

	Percentage composition of certain inland waters (2)							
	Na	K	Mg	Ca	CO_3	SO_4	Cl	S
Salton Sea 1913	32.30	0.34	1.62	1.97	1.57	12.46	47.38	10.02
1945	31.05	—	2.41	2.12	0.29	18.55	43.70	27.0
Little Manitou Lake . .	16.8	1.0	10.9	0.48	0.47	48.4	21.8	106.85
Great Salt Lake	33.17	1.66	2.76	0.17	0.09	6.68	55.48	203.49

Of course, this still does not absolve us from the necessity of using words, and until a more refined classification is achieved, it is to be hoped that more limnologists will follow Gessner's (1957) example in indicating, somewhat more precisely than « saline » the composition of the waters under consideration. One does not say, for example, « pH waters » but « acid » or « alkaline » waters. Some wild goose chases thru the literature would be saved by more precise description of the contents.

For the purposes of discussion in this paper, the following provisional arrangement is used:

A) Hypersaline lagoons. Often of salinities over 100‰, but connected with the sea permanently or intermittently, and with biota primarily marine in character, but recruited from euryhaline organisms of adjacent lower salinity bays. Thus defined, they are part of the « brackish water » series.

B) Relict waters. Of moderate salinities, with a fauna indicating geo-

---

(1) It is earnestly hoped, since critical construction would change these patterns somewhat, that these particular diagrams will not be quoted as monuments to the author's laziness and lack of time.

(2) Little Manitou and Great Salt Lake from Hutchinson (1957); Salton Sea for 1913 from MacDougal et al., 1914, for 1945 from Imperial Irrigation District (courtesy C. L. Hubbs). According to Carpelan (1958) the total salinity of the Salton Sea in 1945 was 37.37 ‰; the 1955 analyses show a drop in total salinity and decreasing proportions of Na and Cl.

logically recent connection with the sea, but now isolated. Or, as in the case of the Salton Sea, reinstated by human intervention.

C) Salterns and inland brines. Water with sodium chloride as the principal salt in solution, often of high concentrations. Biologically characterized by various flagellates, especially *Dunaliella*, the brine shrimp *Artemia*, and certain insects.

D) Carbonate (alkali) and sulfate (bitter) waters, often referred to as « saline » by limnologists, such bodies of water usually predominate in other salts than chlorides and support a different biota than found in chloride brines. *Artemia* seems to be generally absent from carbonate waters, although other phyllopods may occur in them, along with copepods and insects. *Artemia* does occur in sulfate waters (e. g. Little Manitou Lake).

E) Various peculiar environments, such as sulfur springs, acid waters, etc.

A) Hypersaline lagoons.

Since these waters are adequately considered elsewhere (Hedgpeth, 1953, 1957; Ladd, Hedgpeth and Post, 1957), we shall note only a few recent studies of importance. Of the two recent papers on the Laguna Madre, that by Breuer (1957) is useless for our purposes since the salinity and temperature ranges are not specifically stated, but that by Simmons (1957) in the same journal contains much valuable information on the life histories and abundances of animals in this environment. Simmon's data for the numbers of species as related to salinities (Figure 2) provide us with information for extending Remane's famous curve into the high salinity range of « brackish » environments. On a world wide basis, many more species occur in such high salinities,

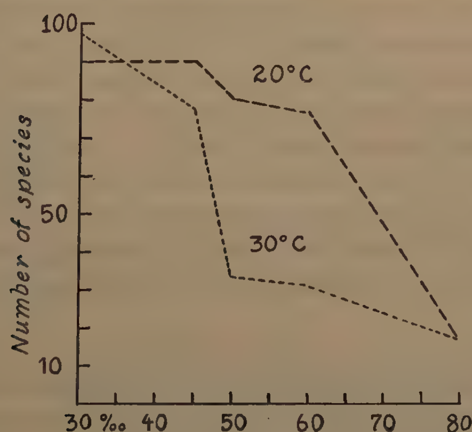


Fig. 2. - Number of species as related to salinity and temperature, Laguna Madre, Texas (After Simmons, 1957).

but these data probably indicate what may be expected in a given region of this type. The variety of the hypersaline fauna is summarized in table 2.

Recently HILDEBRAND (1958) has published a paper on the Laguna Madre of Tamaulipas, the coastal lagoon of northern Mexico just south of the Rio Grande. Salinities in the arid northern part of this lagoon reach 108-117 ‰ and fish were not present. In the southern part of this lagoon 59 species of fish and 27 species of invertebrates were observed in salinities of 44-48 ‰. In hydrography, geomorphology and ecology the Laguna Madre de Tamaulipas is similar to the Laguna Madre of Texas. Unless otherwise stated, references in the present paper refer to the Laguna Madre of Texas.

Although the organisms inhabiting hypersaline lagoons may not be greatly different from those of less concentrated bay waters, the total salinity figures given may be in error by appreciable percentages. HATZIKAKIDIS (1952 a, b) has emphasized the difficulty of extrapolating the Knudsen ratio beyond about 42 ‰ on the basis of the chloride titration (see Figure 3), and recommends expressing the concentrations in hypersaline waters in terms of chloride alone. The usual custom on the Gulf Coast of the United States has been to determine the density by sea water hydrometers, halving or quartering the extremely hypersaline water with equal parts of distilled water and multiplying the result in terms of parts per thousand as given in Knudsen's or Coast and Geodetic survey tables. Thus these figures actually indicate relative density, and cannot be referred to chlorinity. As the work on hypersaline lagoons in various parts of the world is increasing, it is to be hoped that some uniform practice can be adopted for indicating the comparative concentrations involved. Expressing the concentrations in terms of chloride ion alone does not give us a clear indication of the total amount of salts involved, which represent the osmotic problem that must be met by the organisms living in the medium. Perhaps the earlier system, of expressing density by the Beaumé scale, should be reconsidered. At the present time, most of the published values can be compared only in a crude way, as suggested by the scales provided on Figure 6.

Many highly saline lagoons occur in Australia, but comprehensive accounts of their ecology have not yet come to notice. As with such lagoons elsewhere, these places are not convenient to centers of learning. The distribution of prawn and scallops in Shark Bay, Western Australia, with salinities over 60 ‰, is currently being studied by fisheries biologists (BRIAN W. LOGAN, in litt.).

Further information on the Sivash, to augment the excellent beginning by the late V. P. VOROB'EV (1940), is highly desirable, especially some information on the chemical composition of the water. More information on the status of *Artemia* and *Ephydra* in this complex would also be welcome, since

TABLE 2. - PRELIMINARY LIST OF MARINE AND BRACKISH WATER METAZOA EXCLUSIVE OF INSECTS IN WATERS OF > 45 ‰ (1).

SPECIES	OCCURRENCE	RANGE, REMARKS, etc.
	COELENTERATA	
Aurelia aurita	Laguna Madre, 60 ‰	Neritic, estuarine sp.
Eucheilota sp.	Bitter Lake, 40-50 ‰	
Gonionemus murbachi	Laguna Madre, 60 ‰	
Phortis sp.	Laguna Madre, 60 ‰	
Nemopsis bachei	Laguna Madre, 75 ‰	Abundant at 45 ‰ A bay species, now found in Europe
Stomolophus meleagris	Laguna Madre, 60 ‰	Common, April & May
	CTENOPHORA	
Beroë ovata	Laguna Madre, 75 ‰	
	TURBELLARIA	
Macrostomum appendiculatum (*M. hystrix* in Ferronnière)	W. France, 0-139 ‰	In W. & S. France; two forms observed, one a high salinity form in 72 ‰
Macrostomum pseudoobtusum	nr Sebastopol, 73-3 ‰	
Monocelis longiceps (*Monotus bipunctatus* in Ferronnière)	W. France, 17-62 ‰	
Monocelis lineata	S. France, 5-50 ‰	
Promesostoma ovoideum	W. France, 17-62 ‰	
Promesostoma gallicum	S. France, 6-50 ‰	
Pseudograffilla arenicola	S. France, 5-50 ‰	
Gyratrix hermaphroditus	S. France, 0-50 ‰	
Convoluta schultzi	S. France, 49 ‰	
	ROTIFERA (2)	
Proales reinhardti (as *Diops marina* in Ferronnière)	W. France, 17-62 ‰	Widespr. br. w sp.
Proales sordida	W. France, 17-62 ‰	Acc. to FERRONNIÈRE, possibly *P. similis*
Colurella colurus (as *Monura colorus* in Ferronnière)	W. France, 0-62 ‰	Common, widely distr. sp.

(1) Compiled from various sources. Bitter Lake and Suez Canal records from Fox et al., Trans. Zool. Soc. London, *22*, 1926-29; Laguna Madre from HEDGPETH, 1953, and principally from SIMMONS, 1957; W. France records from FERRONNIÈRE, 1901; Sivash from VOROB'EV, 1940; Alviso and S. F. Bay records from CARPELAN, 1957. Additional Turbellarian records and synonymy from AX, 1956.

(2) Emendation of rotifer names courtesy E. H. AHLSTROM and A. REMANE.

Species	Occurrence	Range, remarks, etc.
	OLIGOCHAETA	
Clitellio arenarius	W. France, 17-62 ‰	
Hemitubifex salinarium	W. France, 17-62 ‰	
Heterochaeta costata	W. France, 17-62 ‰	
Pachydrilus verrucosus	W. France, 17-62 ‰	
	POLYCHAETA	
Nereis diversicolor	W. France, 0-139 ‰, Sivash, 70 ‰	A widely distr. estuarine sp., N. Sea, Atl., Med. & Black Sea
Nereis limnicola	Salinas (Calif.) est., f. w. to ca. 45/‰	Smith (1953) as *Neanthes lighti*; self fert. hermaphrodite
Nereis pelagica occidentalis	Laguna Madre, 70-80 ‰	A nearly cosmop. sp. incl. Adriatic & Persian Gulf
Nephthys hombergi	Sivash, to 50 ‰	N. Sea, Atl., Med.
Polydora ciliata	W. France, 17-72 ‰	Baltic, N. Sea, Atl., Med.
Polydora ligni	Laguna Madre, 70-80 ‰; S. F. Bay, 66 ‰	
	PHYLLOPODA	
Artemia salina	Sivash, to 120 ‰	Cosmop., in salterns and inaland brines to 300‰; not known from Laguna Madre
	COPEPODA	
Acartia tonsa	Laguna Madre, 80 ‰; S.F. Bay (Alviso), 40 ‰	N. Atl. & Baltic, neritic and estuarine sp. Nauplius stages in Laguna Madre: at all times. The dominant copepod in Laguna Madre, up to 7,000,000/Litre
Eurytemora hirundoides	S. F. Bay salterns, 47 ‰	N. Atl., neritic & est., Has a related f.w. sp. (or ecotype ?), *E. affinis*
Metis japonica	Laguna Madre, 75 ‰	Occasionally abdt., one sample, July, 1,000,000 litre
Pseudodiaptomus euryhalinus	Calif. lagoons & salterns, to 66 ‰	Calif., nearly f.w. to sea; breeds throughout salinity range
	OSTRACODA	
Cyprideis litoralis	S. France, 70 ‰	Br. w., N. Europe (Baltic)

SPECIES	OCCURRENCE	RANGE, REMARKS, etc.
	CIRRIPEDA	
Balanus amphitrite	Suez Canal, 53 ‰; Laguna Madre, 75 ‰	Cosmop. neritic sp., occ. in f. w.
Balanus eburneus	Laguna Madre, to ca. 80 ‰	Cosmop. neritic sp.
	ISOPODA	
Idothea salinarum	W. France, 35-72 ‰	
	AMPHIPODA	
Corophium longicorne	W. France, 17-72 ‰; Suez Canal, etc.	= *C. volutator*. N. Atl., Europe and America, Med., Black Sea, Baltic, etc.
Corophium lonisianum	Laguna Madre, 75 ‰	Rare
Gammarus locusta	Sivash, 70 ‰	Widespread N. Europe neritic; has f. w. rel., *G. pulex*
G. mucronatus	Laguna Madre, 75 ‰	Not abdt. above 50
Grandidierella bonnieroides	Laguna Madre, 80 ‰; Bonaire, 38-62 ‰	Widely distr. est. sp., esp. Carib. W. I.
Parhyale inyacka	Bonaire, 36-90 ‰	West Indies, Canaries, W & E Africa
Podocerus brasiliensis	Laguna Madre, 80 ‰; Suez Canal, 53 ‰	Widely distr. neritic sp.
	DECAPODA-MACRURA	
Penaeus aztecus	Laguna Madre, 69 ‰; Surinam, 60 ‰	W. Atl. neritic species
Penaeus duorarum	Laguna Madre, 60 ‰	
Palaemonetes intermedius	Laguna Madre, 60 ‰	Common, spawning every month but Jan.
	BRACHYURA	
Callinectes sapidus	Laguna Madre, 50-70 ‰	Juveniles; Does not Spawn above 45 ‰ (HOLTHUIS, Zool. Med. Leiden, 31 (2) Western atl. estuarine sp.
Callinectes danae	Laguna Madre 60 ‰	European, neritic
Carcinides maenas	W. France, 27-72 ‰	Natural., Port Philip Austr.
Neopanope t. texana	Laguna Madre, 60 ‰	Common bay species of Gulf coast.

Species	Occurrence	Range, remarks, etc.
PELECYPODA		
Anomalocardia cuneimeris	Laguna Madre, 80 ‰	SE Atl. & Gulf coast est. sp. ALLEN (1956)* reports this from 42.3-181.4‰ in Florida, Yucatan & West Indies, « most numerous at higher salinities »
— *leptalea*	Bahamas, 119.8-154.5 ‰	(ALLEN, 1956)*
Cardium edule	W. France, 22-42 ‰; Sivash, 60 ‰	N. Europe to Canaries; Med. & Black Sea, etc.
Mulinia lateralis	Laguna Madre, 60 ‰	SE Atl. & Gulf coast
Polymesoda floridanum	Laguna Madre, 60 ‰	SE Atl. & Gulf coast
Pseudocyrema colorata	Bahamas & Cuba, 44.9-154.5 ‰	(ALLEN, 1956)* Most. abdt. at 119.8 ‰
— *maritima*	Yucatan, 181.4 ‰	(ALLEN, 1956)*
Syndesmya tenuis	Sivash, 60 ‰	
Syndesmya ovata	W. France, 22-42 ‰	
GASTROPODA		
Acteon candens	Laguna Madre, 80 ‰?	Florida & Gulf coast
Batillaria minima	Bahamas, Florida & Antilles, 36.5-170 ‰	Most abdt. at 119.8 ‰ (ALLEN, 1956)*
Cerithidea costata	Bahamas & Neth. Indies, 44.9-154.5 ‰	Most abdt. at 119.8 ‰ (ALLEN, 1956)*
Cerithium algicola	Bahamas, Fla., Domin. Rep., 42.3-77.7 ‰	Probably most numerous at 77.7 ‰ (Allen 1956)*
— *eburneum*	Bahamas & Yucatan, 36.5-181.4 ‰	(ALLEN, 1956)*
— *muscarum*	Bahamasa, Cuba & Florida 42.3-48.6 ‰	(ALLEN, 1956)*
— *variabile*	Cuba & Domin, Rep., 27.5-77.7 ‰	(ALLEN, 1956)*
Hydrobia ventrosa	Sivash, 75 ‰	
Hydrobia ulvae	W. France, 22-62 ‰	
Littorina saxatilis	W. France, 35-62 ‰	
Scrobicularia piperata	W. France, 22-62 ‰	

(*) The records by ALLEN refer to the occurrence of these molluscs as probable food for Flamingos in the saline waters of the region from Bahamas to Yucatan and Neth. Indies.

Species	Occurrence	Range, remarks, etc.
	PISCES (1)	
	Rhinopteridae	
Rhinoptera bonasus	Laguna Madre, 60 ‰	At this salinity when below 25° C
	Ariidae	
Galeichthys felis	Laguna Madre, 55-60 ‰	SE Atl. & Gulf, from 5 - 30 ‰ ; common to 45 ‰ in Laguna
	Elopidae	
Elops saurus	Laguna Madre 75 ‰	
	Clupeidae	
Brevoortia gunteri *Brevoortia patronus*	Laguna Madre, 60 ‰	Common to abdt.
	Engraulidae	
Anchoa hepsetus *Anchoa mitchelli*	Laguna Madre 75-80 ‰	Preferred 50 ‰
Engraulis encrasicholus	Sivash, 56‰	
	Cyprinodontidae	
Cyprinodon macularius	Salton Sea, 68 ‰	In shallow pools; temperatures uq to 38.7° C. (Barlow, 1958)
Cyprinodon variegatus	Laguna Madre, 80 ‰	SE Atl & Gulf, most abdt. 20-25 ‰; max. record 142 ‰
Fundulis similis	Laguna Madre, 75 ‰	
	Poeciliidae	
Molliensia latipinna	Phil. Ids., 87 ‰	SE Atl. & Gulf, accidentally introduced in Phil. Id. (Herre, 1929)
	Atherinidae	
Atherinops affinis	S. F. Bay (Alviso) 80 ‰	Spawns at 72 ‰
Menidia beryllina peninsulae	Laguna Madre 75 ‰	Extr. abdt. to 45 ‰. Gulf coast; all salinities

(1) Simmons lists over 30 species of fish as occuring up to 45‰ and occasionally over that concentration. Only his higher field records are included in this compilation.

Species	Occurrence	Range, remarks, etc.
	Mugilidae	
Mugil cephalus	Laguna Madre, 80 ‰; Sivash, 113 ‰	Cosmop. middle lats., does not repr. in high sals
	Carangidae	
Caranx hippos	Laguna Madre, 60 ‰	
	Sciaenidae	
Cynoscion nebulosus	Laguna Madre to 60-75 ‰	SE Atl. & Gulf neritic-Est. spp.
Pogonias cromis		
Sciaenops ocellata		
	Gasterosteidae	
Gasterosteus aculeatus	S. F. Bay to 55 ‰; Sivash, 75 ‰	Northern temp. neritic-f.w. euryhaline species
	Gobiidae	
Zostericola ophiocephalus	Sivash	
	Bothidae	
Paralichthys lethostigma	Laguna Madre, 60 ‰	SE Atl. & Gulf, 2-36 ‰
Citharichthys spilopterus	Laguna Madre, 55 ‰	Usually 25
	Pleuronectidae	
Pleuronectes flesus	Sivash, 75 ‰	European seas

these organisms are apparently absent from the Laguna Madre, the nearest counterpart in the western Hemisphere. According to Hildebrand (1958) *Ephydra* is abundant in the highly saline northern extremity of the Laguna Madre de Tamaulipas, but *Artemia* was not found.

B) Relict waters.

There are several peculiar environments at present isolated from the sea whose fauna indicates either comparatively recent connection with the sea, or colonization through the agencies of man or birds. The most spectacular example is that of the Birket el Gessabaia, near the Siwa Oasis, a saline lake west of and isolated from the Qattara Depression, and 150 miles from the Mediterranean (Figure 4). In this lake there occurred, at least in 1935 when the salinity was 45‰, several species of marine mollusks and the barnacle *Balanus amphitrite.* In his report on the barnacle NILSSON-CANTELL (1949) points out that all the specimens are small, and while it appears to resemble the subspe-

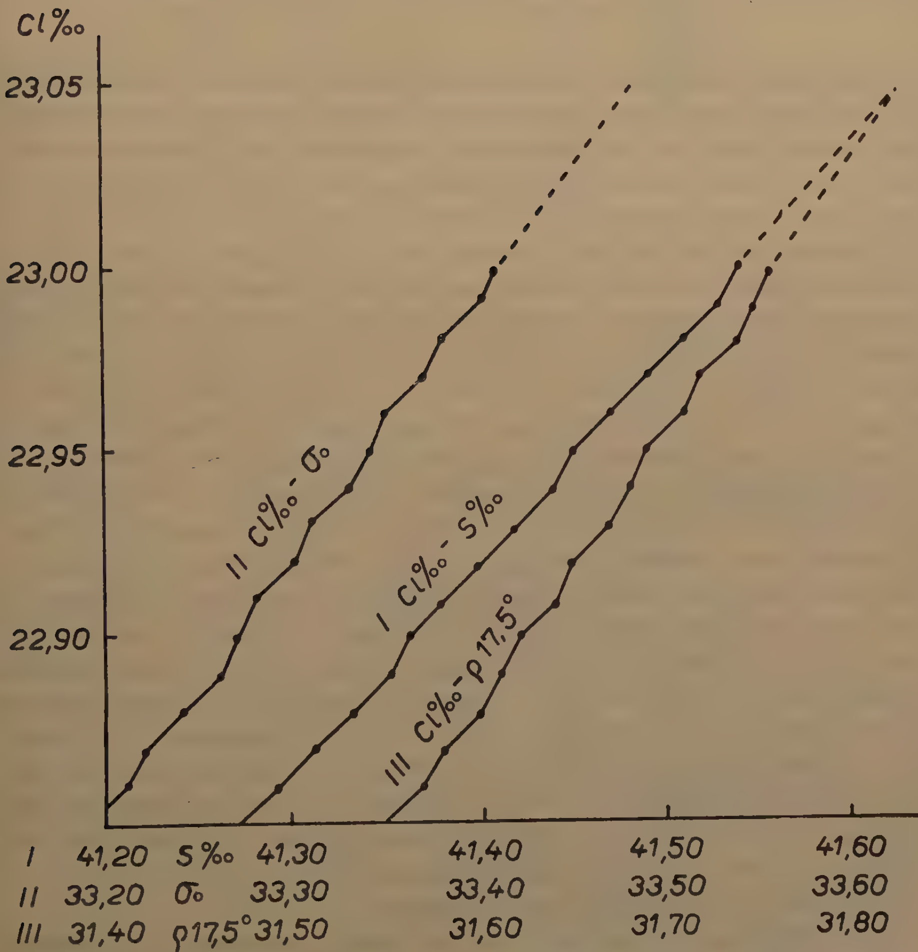


FIG. 3. - Plot of the upper range of KNUDSEN's tables, indicating difficulty of extrapolation (After HATZIKAKIDIS, 1952 a).

cies *B. amphitrite communis*, it might also be considered an endemic subspecies, and he does not consider it desirable to recognize such minor differences in this variable species. There are a number of instances of the occurrence of *Balanus amphitrite* in fresh water (e. g., SHATOURY, 1958, who considers the occurrence of *B. amphitrite denticulata* in fresh water regions of the Nile an example of mutation).

The molluscan fauna of the Birket el Gessabaia consisted of two gastropods and two pelecypods:

Hydrobia ventrosa	- British Isles, Europe, N. Africa and Centr. Asia
Piranella conica	- Mediterranean coast, Suez Canal, Red Sea, Bombay
Brachidontes minimus	- France to Gibraltar, Mediterranean and Adriatic
Cardium edule	- Med., Adr. and Black seas, Sea of Azov., Aral Sea, Suez Canal, Iceland, Finland, Canaries.

All of these mollusks are reported to be generally smaller or dwarfed, except *Piranella*, which is slenderer and darker, as compared with the specimens from less saline environments, and the mussel is recognized as an endemic variety, *coeni*, of the Birket el Gessabaia. The *Cardium* shells are more brightly colored than marine specimens (CRAWFORD, 1949).

Although all of the species encountered in the Birket el Gessabaia are somewhat plastic, with many known varieties, the common occurrence of five somewhat modified forms would suggest that their presence has been of long standing, or that they are pronounced ecotypes. The presence of *Gammarus locusta aequicauda* in the Siwa Depression (but not in Birket el Gessabaia) suggests a relict from a time when this region was a Mediterranean lagoon, according to SCHELLENBERG (1949). According to OMER-COOPER (1948), however, the populations in Birket el Gessabaia were reduced to a few individuals then the lake was visited in 1935, and he considered the fauna to be of late Pleistocene origin, a result of transportation by birds at a time when salinities were more nearly like those of the sea, citing the example of a specimen of pelican in the British Museum which had barnacles attached to its legs. He considered in impossible that the Birket el Gessabaia has been connected with the sea since the mid-Tertiary. It is asking a great deal of chance - or birds- however, to expect so many marine organisms to be transferred to the same place by such agencies. Such dispersals do occur of course (see TALLING, 1951, for a discussion of dispersal by birds with reference to pond populations), and with man made birds, the chances are increased. WIRTH (1947) attributes the arrival a *Ephydra gracilis* (= *cinerea*), a brine fly of San Francisco bay salt ponds in Hawaii to transportation by seaplanes.

The Salton Sea of southern California might be considered a rejuvenated relict lagoon. In historical times it was dry before a break in the irrigation canal in 1905 cut a channel which diverted the Colorado River into this below

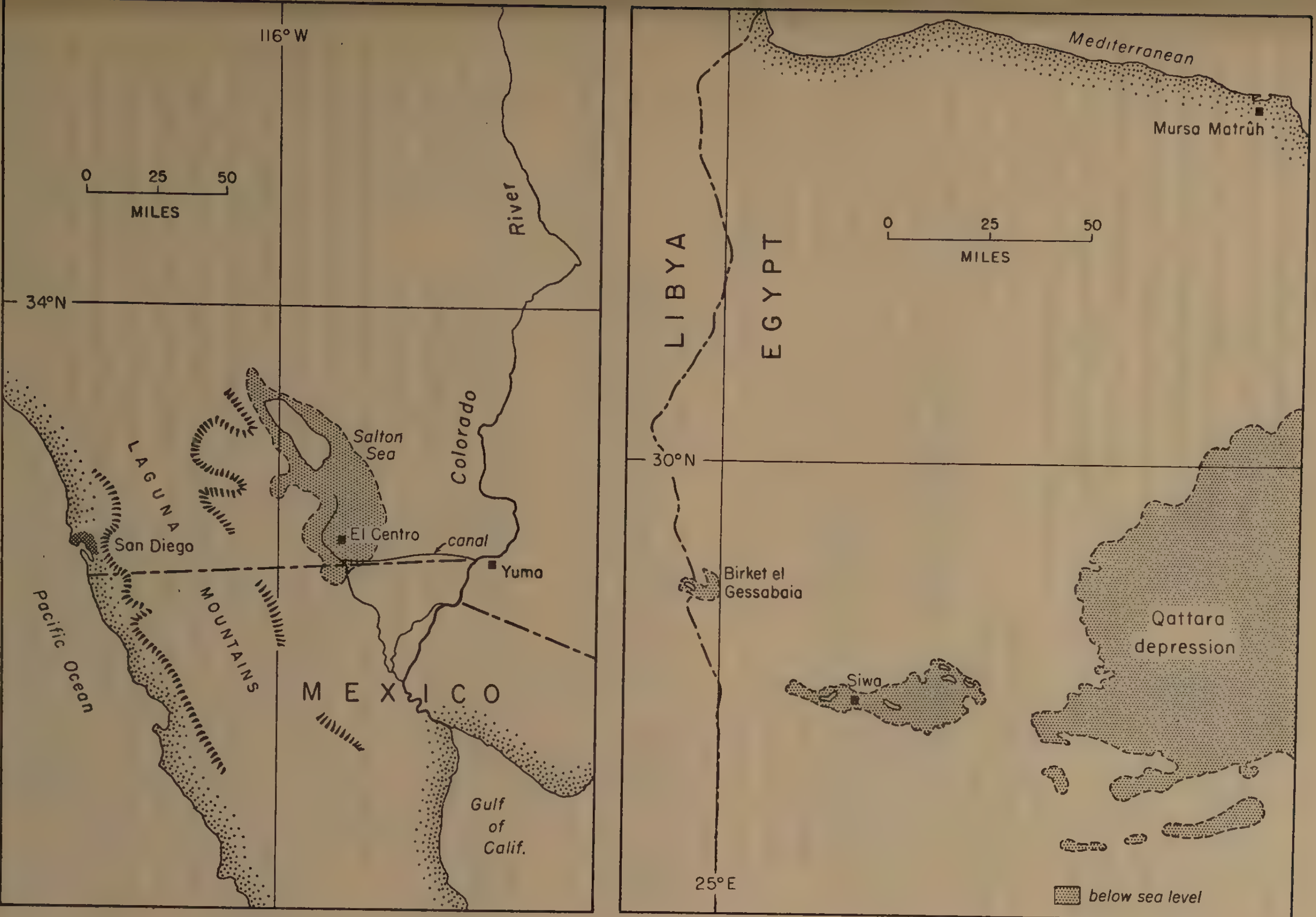


FIG. 4. - The Salton Sea (California), and Birket el Gessabaia (Egypt), showing location and relations to the sea.

sea level depression (see Figure 4). Water has since been maintained by irrigation seepage from the highly developed Imperial Valley, and there has been no connection with the sea in Recent times. In 1913 the salinity was about 10‰; at the present time it is about 33‰. Although not at this time a hypersaline water, the Salton Sea will probably increase in concentration as leaching from the old salt basin continues. Since the analyses (Table 1) indicate that the later stages of the Salton Sea will resemble a sulfate brine, the future history of its peculiar fauna will be followed with interest.

This fauna, which is a mixture of inadvertent and deliberate introductions, includes the following:

Favella (a marine tintinnid)

Foraminifera. Some 16 species are listed by ROGERS (1949), of which the following are «common» or «abundant»:

Rotalia beccarii
Massilina (Cf. *M. obliquistriata*)
Massilina sp.
Elphidium hughesi

Neanthes succinea (a widespread marine and br. water polychaete, = *Nereis saltoni* Hartm)
Cyclops dimorphus (possibly endemic; JOHNSON, 1953)
Balanus amphitrite (as. var. *saltonensis:* ROGERS, 1949)
Gillichthys mirabilis (intr. as bait fish, perhaps deliberately)
Cyprinodon macularius (native; from desert springs in area; for recent account see BARLOW, 1958)
Gambusia affinis (intr. for mosquito control)
Bairdiella icistius (planted by Fish and Game Comm.)
Mugil cephalus / *Elops affinis* } (from Colorado River, do not reproduce in Salton Sea).

While there have been several attempts to establish various fishes in the Salton Sea for sports purposes, most of the efforts have been unsuccessful, except for the croaker *Bairdiella.* An interesting aspect of the natural spawning of this fish in the Salton Sea is the high incidence of abnormal forms. The polychaete seems to owe its presence to an attempt in 1929-30 to establish a food base for fishes (striped bass) being planted at that time by dumping a load of miscellaneous invertebrates and seaweed from Mission Bay at San Diego into the Salton Sea. Possibly the Foraminifera arrived by the same means. The barnacle was not observed before about 1942, and its introduction is attributed to the wartine use of the Salton Sea as a seaplane base, although it is not certain whether the barnacles arrived on seaplane pontoons or on barges carried overland at the time.

For the last several years the California Department of Fish and Game has carried out an investigation of the Salton Sea with a view towards deve-

loping it as a sport fishing area; a comprehensive report on this investigation is now in press; information on physical and chemical characteristics is summarized by CARPELAN (1958).

The example of the Birket el Gessabaia, whose fauna is apparently recruited or derived from the euryhaline complex of the Nile Delta, suggests that the paucity of this accidental fauna in the Salton Sea may be attributed to the comparatively stenohaline environment of San Diego region and the Gulf of California. Had there been a reservoir of euryhaline species in Mission Bay, we might expect more than one worm and a few foraminifera to be established from the shotgun introductions of 1929-30.

An earlier, but post-Pleistocene marine transgression of the Salton Sea as a result of a high stand of the Gulf of California is postulated by HUBBS and MILLER (1948) on the basis of an assemblage of apparently sub-fossil mollusks. This assemblage includes *Rangia lecontei*, *Tagelus* sp., *Chione* sp., and *Acteocina anomala*. If this assemblage is contemporaneous, it could also be interpreted as indicative of a deltaic transgression by the river, but the *Rangia* is usually considered of Pliocene-Pleistocene age, and the *Acteocina* appears to be more recent, or « subfossil » (WILLETT, 1945).

C) Salterns and brines.

Salterns consist of a series of ponds of progressively increasing salinities for the production of salt from sea water by solar evaporation. They occur in many parts of the world, but the number of comprehensive papers concerning them are surprisingly few. As is well known, the last conspicuous inhabitants of such salterns are the brine shrimp *Artemia salina* and the green (but red) flagellate *Dunaliella*. It has long been suspected that the activities of brine shrimp helped to clear the brine and therefore the animal was of economic significance in the production of salt (BAAS BECKING, 1931 a). More recently, a lively market in brine shrimp eggs among aquarists and fish fanciers has developed (DEMPSTER, 1953). Artemia, of course, is a classic animal for the study of variation, and its physiology has also received considerable notice (BOONE and BAAS BECKING, 1931; JACOBI and BAAS BECKING, 1933; BAAS BECKING, KARSTENS and KANNER, 1936; KUENEN, 1939; JENNINGS and WHITAKER, 1941; LOCHHEAD and LOCHHEAD, 1941) (1). The brine shrimp may be raised in the absence of caronate, but does not tolerate potassium (BOONE

(1) According to LINDER (1941) there is only one species, *Artemia salina*. KUENEN considered there were two species on physiological grounds. Variations of structure with differences in the medium have long been known for *Artemia*, and the Stickleback (c. q. FLORENTIN, 1899). They have also been noted for rotifers (WHITNEY, 1916; WORLEY, 1929), and probably occur in many other organisms. Such variations complicate the identification of many halobionts, and must be remembered in considering lists of species from various salinities.

and BASS BECKING) which may explain its absence from many alkali waters (although it occurs in the sulfate water of Little Manitou Lake; RAWSON and MOORE, 1944). *Artemia* may also become a popular animal for radiotracer studies: recent work on the uptake of Y^{90} by *Artemia* indicate a concentration of 40 times environmental concentration in 16 hours, and that in an equilibrium mixture of Y^{90} - Sr^{90} yttrium is favored over strontium (BOROUGHS, TOWNSLEY and EGO, 1958). (A recent study by GROSCH and PLUMB, Nature, vol. 183, p. 122, 1959, indicates that female *Artemia* are more radioactive than males in cultures treated with P^{32}).

A striking example of the distribution of *Artemia* occurs near Cedarville, in Modoc County, California. A few miles east of this town is a natural brine well, occasionally used as a local supply of salt, occupied by *Artemia*, and a few insects have been found in the salt pans into which the water was pumped. About a mile away from this well is a large alkali lake (which occasionally dries up), occupied by the fairy shrimps *Branchinecta*, *Lepidurus lemmoni*, and the copepod *Diaptomus shoshoni;* Artemia is absent from this playa (1).

Another classic inhabitant of salterns and chloride brines is the green flagellate *Dunaliella*, which has received the attention of investigators for many years (Cf. BAAS BECKING, 1930, 1931 b; FOX and SARGENT, 1938).

Important recent papers on the general ecology of marine salterns are those of CASPERS (1951) and CARPELAN (1953, 1957). CASPERS lists 23 species of animals in the series of ponds in the Bulgarian salt works, of which 3 remain at concentrations beyond 100 ‰. CARPELAN's studies of the Alviso salt ponds in San Francisco Bay were confined to the series below an average concentration of 93.5 ‰. CARPELAN made studies of the productivity of *Stichococcus* in ponds of intermediate salinity (40-53 ‰), and found a peak standing crop of 1200 lbs. per acre, and the average was 750 lbs. per acre. This production, while about equal to that determined for Long Island Sound per unit area, is in shallow ponds of 1/20th to 1/30th of the volume. Nevertheless the production is low as compared with algal cultures, which CARPELAN attributes to suboptimal concentrations of carbon, as well as the low quantities of nutrient salts. Also noteworthy are his observations of the occurrence of a fish, *Atherinops affinis*, in ponds, up to 80-90 ‰, and spawning successfully at 70 ‰. This is not the highest salinity tolerated by fish; SIMPSON and GUNTER (1956) record *Cyprinodon variegatus* at a salinity of 142 ‰ in an evaporating shore pond in Texas.

Studies of the productivity of salt ponds in the higher ranges are yet to be made, although the results would be of considerable theoretical interest.

---

(1) The author regrets his inability at this time to report a full chemical description of these waters; the samples were apparently mislaid by the chemists. A good description of the salt well and the region in general is given in R. J. RUSSELL's « The land forms of Surprise Valley, northwestern Great Basin ». (Univ. Calif. Publ. Geogr., *2* (11): 323-358, 12 figs., 1927).

Small salt wells and brine springs are scattered about in many parts of the world, and an adequate catalogue of them would require a time-consuming canvass of a scattered literature. The largest natural brine is the Great Salt Lake of Utah, with a salinity of approximately 203 ‰, an average depth of 12 feet and a variable area (approximately 70 by 45 miles). The lake is occupied by protozoa, including the flagellate *Dunaliella*, a number of algae, of which the most common is the blue-green, *Polycyctis packardi* (= *Aphanothece utahensis*, acc. to Dr. SEVILLE FLOWERS, in litt.). The metazoan life consists principally of *Artemia salina* and two species of brine flies, *Ephydra cinerea* (*gracilis*), from the open water, and *E. hians* from near shore regions. Considerable information on the biota of Great Salt Lake is immured within unpublished theses at the University of Utah. In addition to references already cited, I am indebted to Dr FLOWERS for the following on the flora of Great Salt Lake: EARDLEY, 1938; FLOWERS, 1934; PATRICK, 1936.

The Dead Sea, in many ways similar to Great Salt Lake, supports no life, perhaps because of the comparatively high quantities of bromine.

D) Other inland brines.

In view of the lack of precise information, much of what is included under this heading should probably be referred to the previous category, and the summary table includes organisms from salinities in excess of 100 ‰ irrespective of ionic composition.

Among the sulfate waters for which data are available should be mentioned Little Manitou Lake, 106 ‰, in Saskatchewan (RAWSON and MOORE, 1944), and a salt lake in the Kulundin steppe region, 210.25 ‰ (VORONIKHIN and KHAKHINA, 1929).

Information on the biology of excessively high carbonate waters seems to be scant. One of the largest soda lakes, Van Golu in Anatolia, has a total salinity of about 22 ‰ (GESSNER, 1957). HUTCHINSON (1957, p. 568) regards Soap Lake in Washington, 35-144 ‰ as carbonate water although it is also rather high in sulfate (ANDERSON, 1958). In such lakes as Soap Lake, and Great Soda Lake in Nevada, stratification, with the establishement of a monimolimnion results in the reduction of the sulfate to H_2S (HUTCHINSON, 1957, p. 638). Big Soda Lake, which had a chlorinity of 45 ‰ at the turn of the century, has since been altered in composition by irrigation seepage.

BAAS BECKING (1928) offered a preliminary list of 20 species of organisms occuring in concentrated brines (of all types). Since then it is possible to add many species to the list. Most of these are « halobionts » in the sense of HESSE (ALLEE and SCHMIDT, 1951), although several are « halocoles », occurring from fresh or nearly fresh water to concentrations well above 100 ‰. Most of the organisms reported are small algae, protozoa, especially flagellates, some

crustaceans (cladocera, copepods and *Artemia*), insects, and probably some rotifers. Of particular interest is the occurrence of an operculate gastropod in the Bad Water of Death Valley. Of the environment of this species, *Assiminea infima*, BERRY (1947) writes: « The waters are heavily saline, in much of the pool to the point of saturation, with the various associated solutes crystallizing out in plates and crusts, in the very crevices of which the living snails may be collected, as well as from amongst the roots of the halophile plant, *Salicornia*, and the (presumably) less saline entering seepage. » Since the description of this interesting little gastropod is available only in a privately printed circular, BERRY's drawing is reproduced here to rescue it from oblivion (Fig. 5).

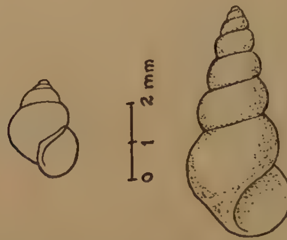


FIG. 5. - Two small operculate gastropods from inland mineral waters. Left: *Assiminea infima* Berry, from Death Valley, Calif.; Right: *Coxiella filosa* (Swby) from Eastern Australia. After BERRY (1947), and CHAPMAN (1919).

Another interesting gastropod of possibly similar habitat occurs in Australia, referred to as « bitter » waters, sometimes saltier than the sea (Mitre Lake, Bullen Meri Lake, Victoria). The account of this mollusk, *Coxiella filosa* (Figure 5), is almost as obscurely published as BERRY's species. HEDLEY (1923) who discussed this species, which resembles the maritime genus *Truncatella*, considered it an indication of former marine conditions, and applied the term « thalassoid ». This term, however, was originally applied to the prosobranch fauna of the African lakes, and probably should be reserved for this suite of peculiar fresh water organisms rather than applied to salinophilous or halobiont organisms.

In the summary table (Figure 6) some of the more interesting records have been gathered together and their tolerances, as indicated by field records, plotted against an approximate scale. It should be remembered that the total concentration of peculiar body of inland water must be determined independently, that no convenient conversion scale can be devised, and that the total salinities of this scale are simply approximations to enable the reader to make a rough estimate. The literature on halobiont insects is a special study in itself, and little effort has been made to consider it at this time. For the most part,

the insects in such environments are essentially air breathing organisms inhabiting a denser medium, and not living within it, as do the algae, flagellates, and the crustacea whose larval stages must develop in these concentrations.

E) Miscellanous.

There is an extensive literature on thermal waters, but the interrelationships between temperature and salinity as they effect the biota of such envi-

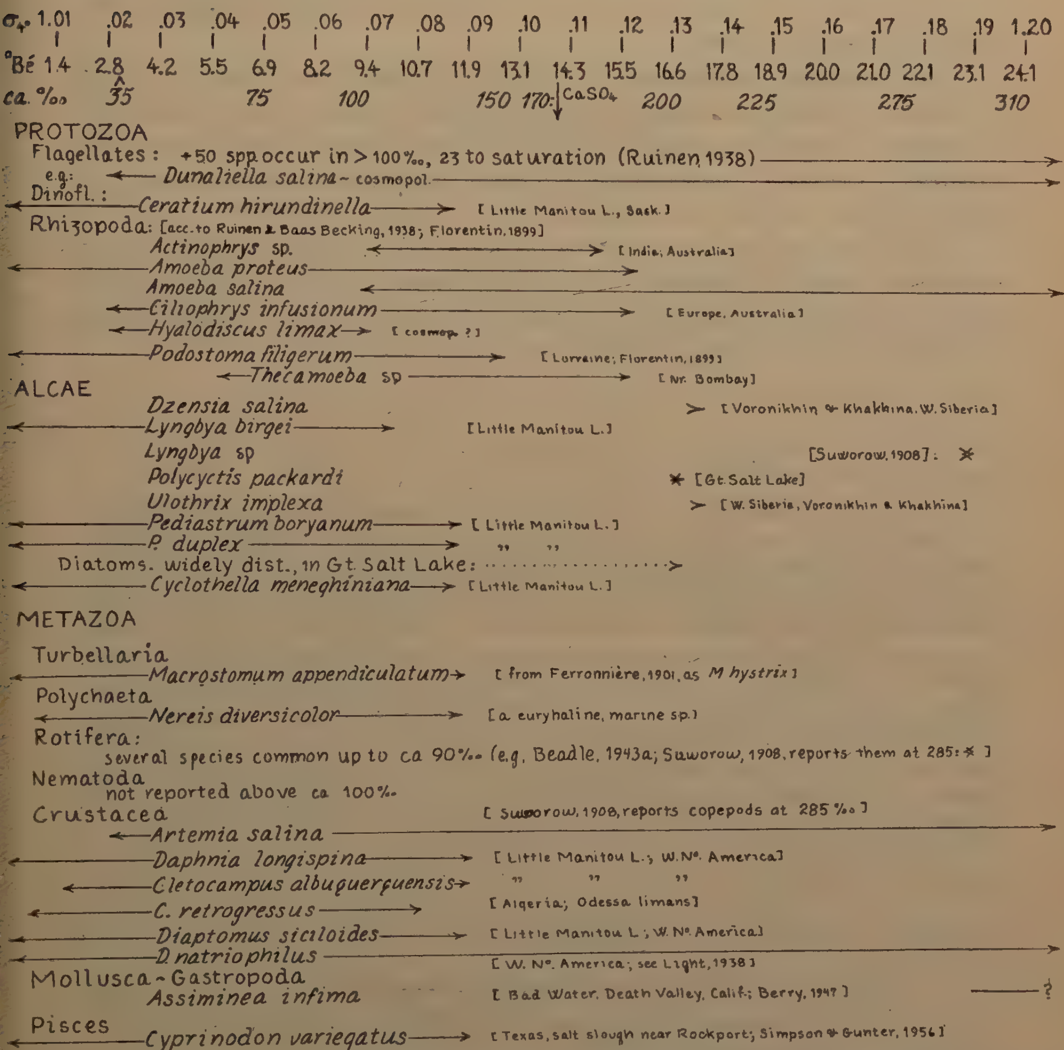


Fig. 6. - Field tolerances, with approximate density and salinity scales, of various organisms from concentrations of greater than 100‰, exclusive of Bacteria and insects. Records from Little Manitou Lake from Rawson and Moore, 1944; Odessa from Butschinsky, 1900.

ronments have yet to be adequately studied. Many of the approximate maximum temperature records cited by VOUK (1950, p. 38) are not much higher than summer temperatures in shallow ponds. TUXEN (1944) regards the hot springs of Iceland as « saline », but the concentrations are very low (7 ‰), and would probably limit only stenohaline fresh water organisms.

Sulfur springs are often inhabited by Bacteria, and in one instance, Cyprinodont fish have been collected in water in Cyrenaica containing 12 mgm/l H_2S and 2640 ppm free sulfur (SMITH, 1952). A species of brine fly *Thiomyia guatei*, occurs in a California spring rich in free sulfur and H_2S (WIRTH, 1954).

A summary of the animals occurring in European sulfur springs has been made by PAX (1948, 1950).

The remarkable occurrences of organisms in highly acid waters reported by LACKEY (1938) have already been mentioned. BRUES (1932) discusses the occurrence of organisms in hot springs as related to pH, and found, for example, 5 species of beetles at pH 3.5, with the greatest number of species at about 8.5.

While the medium of the petroleum fly, *Psilopa petrolei*, can hardly be considered aquatic, the occurrence of a living organism in such an environment confirms DARWIN's affirmation that every part of the world is habitable, and its mention here provides a suitable conclusion to our survey.

SUMMARY

Organic life of some kind or another is found in waters of extremely low pH (1.8), or in salinities up to total saturation, and even in crude oil. As yet, however, information about the fauna (and flora) of various types of inland mineral waters is still too fragmentary to permit a useful classification of such waters on a biological basis. In some of these environments, a limited, specialized fauna may attain a very high biomass, and they represent comparatively simple ecosystems that should be of great interest for trophic studies. A provisonal classification is offered: *A*. Hypersaline lagoons, having permanent or intermittent connection with the sea and inhabited by marine or brackish water organisms; *B*. Relict waters, in which the presence of marine organisms shows a former connection with the sea; *C*. Salterns and inland brines, containing principally sodium chloride, inhabited by *Dunaliella*, *Artemia* and *Ephydra*; *D*. Carbonate and sulfate waters; *E*. Miscellaneous.

RIASSUNTO

ALCUNE CONSIDERAZIONI PRELIMINARI SULLA BIOLOGIA DELLE ACQUE MINERALIZZATE INTERNE

Vita organica di un qualche genere si riscontra tanto in acque con pH estremamente basso (1,8), quanto in acque con salinità fino alla saturazione totale, e perfino in petrolio grezzo. Finora, tuttavia, le cognizioni sulla fauna (e la flora) dei vari tipi di acque mine-

ralizzate interne sono ancora troppo frammentarie per permettere una classificazione utile di tali acque su una base biologica. In alcuni di questi ambienti una fauna limitata e specializzata può raggiungere una biomassa molto abbondante, ed essi rappresentano ecosistemi comparativamente semplici che potrebbero essere di grande interesse per studi sul trofismo. Si offre pertanto una classificazione provvisoria:

A) Lagune iperaline, aventi connessioni permanenti od intermittenti col mare ed abitate da organismi marini o d'acqua salmastra;

B) Acque relitte, nelle quali la presenza di organismi marini mostra una precedente connessione con il mare;

C) Saline ed acque salate interne, contenenti principalmente cloruro di sodio ed abitate da *Dunaliella*, *Artemia* ed *Ephydra*;

D) Acque a carbonati e a solfati;

E) Varie.

REFERENCES

ALLEE, W. C. 1926. Some interesting animal comunities of northern Utah. Sci. Mon. N.Y. *23*, 481-495.

ALLEE, W. C. and SCHMIDT, K. P. (and HESSE, R.) 1951. Ecological Animal Geography. Second Edition. New York, John Wiley, xiii + 715 pp., 142 figs.

ALLEN, Robert Porter 1956. The Flamingos: Their life history and survvival. Res. Rep. nat. Audubon Soc. *5*, XV + 285 pp., 16 pl., text. figs.

ANDERSON, G. C. 1958. Seasonal characteristics of two saline lakes in Washington. Limnol. Oceanogr. *3* (1), 51-68, 6 figs.

AX, Peter 1956. Les turbellariés des étangs côtiers du littoral Méditerranéen de la France méridionale. Actualité sci. industr. *1246* (Suppl. *5*, Vie et Milieu) 215 pp., 53 figs.

BAAS BECKING, L. G. M. 1928. On organisms living in concentrated brine. Tijdsch. ned. dierk. Ver. (3) *1* (1), 6-9.

BAAS BECKING, L. G. M. 1930. Observations on *Dunaliella viridis*, Teodoresco. In: Contribution to Marine Biology, pp. 102-114, 5 figs., Stanford University Press.

BAAS BECKING, L. G. M. 1931 a. Historical notes on salt and salt-manufacture. Sci. Mon., N. Y. *32*, 434-446, 4 figs.

BAAS BECKING, L. G. M. 1931 b. Salt effects on swarmers of *Dunaliella viridis*. Teod. J. gen. Physiol. *14* (6), 765-779, 7 figs.

BAAS BECKING, L. G., KARSTENS, W. K. H. and KARNER, M. 1936. Salzeffekte und milieu bei *Artemia salina* L. nebst Bemerkungen über Ionenantgonismus. Protoplasma *25* (1), 32-40, 6 figs.

BARLOW, George W. 1958. Daily movements of desert pupfish, *Cyprinodon macularius*, in shore pools of the Salton Sea, California. Ecology, *39* (4), 580-587, 5 figs.

BEADLE, L. C. 1943 a. An ecological survey of some inland saline waters of Algeria. J. Limn. Soc. Zool. *41* (278), 218-242, 2 figs.

BEADLE, L. C. 1943 b. Osmotic regulation and the faunas of inland waters. Biol. Rev. *18* (4), 172-183, 3 figs.

BERRY, R. Stillman 1947. A surprising molluscan discovery in Death Valley. Berry's Leaflets in Malacology *1* (2), 5-8, 2 figs.

BOND, R. M. 1935. Investigations of some Hispaniolan lakes (Dr. R. M. Bond's Expedition). II. Hydrology and Hydrobiology. Arch. Hydrobiol. *28*, 137-161.

BOONE, Eleanor and BAAS-BECKING, L. G. M. 1931. Salt effects on eggs and nauplii of *Artemia salina* L. J. gen. Physiol. *14* (6), 753-763, 6 figs.

Boroughs, Howard, Townsley, Sidney J., and Ego, Winifred. 1958. The accumulation uf Y^{90} from an Equilibrium mixture of Sr^{90} - Y^{90} by *Artemia salina* (L.). Limn. and Oceanogr., *3* (4), 413-417, 3 figs.

Breuer, Joseph. P. 1957. An ecological survey of Baffin and Alazan bays, Texas. Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex. *4* (2), 134-155, 4 figs.

Brues, Charles T. 1939. Studies on the fauna of some thermal springs in the Dutch East Indies. Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. *73* (4), 71-95, 4 figs.

Brues, Charles T. 1932. Further studies on the fauna of north American hot springs. Proc. Amer. Acad. Arts. Sci. *67* (7), 185-303, 8 figs.

Butchinsky, P. N. 1897. Die Protozoen-Fauna der Salzsee-Limane bei Odessa. Zool. Anz. *20*, 194-197.

Butchinsky, P. N. 1900. Die Metazoenfauna der Salzseelimane bei Odessa. Zool. Anz. *23*, 495-497.

Carpelan, Lars H. 1955. Tolerance of the San Francisco topsmelt, *Atherinops affinis affinis*, to conditions in salt-producing ponds bordering San Francisco Bay. Calif. Fish. and Game *41* (4), 279-284, 1 fig.

Carpelan, Lars H. 1957. Hydrobiology of the Alviso salt ponds. Ecology *38* (3), 375-390, 9 figs.

Carpelan, Lars H. 1958. The Salton Sea. Physical and Chemical Characteristics. Limn. and Oceanog., *3* (4), 373-386, 5 figs.

Caspers, H. 1952. Untersuchungen über die Tierwelt von Meeresalinen an der bulgarischen Küste des Schwarzen Meeres. Zool. Anz. *148* (5/8), 243-259, 4 figs.

Chapman, Frederick 1919. On an ostracod and shell marl of Pleistocene age from Borneo Swamp. west of Cape Schrank, Victoria. Proc. roy. Soc. Victoria, N.S. *32* (1), 24-32, 2 pls.

Chapman, V. J. 1946. Note on a Ulothrix from a Cheshire brine pit. Ann. Bot. *10* (39), 283-292, 7 figs.

Chernovsky, A. A. (Черновский, A. A.) 1949. Halliellá taurica Tshernovskij .sp. n. - массвый вид Tendepedidae (Diptera) в солепых озера Крыма. Энт. обозр. *30* (3-4), 250-252.

Crawford, G. I. 1949. The Armstrong College Expedition to Siwa Oasis (Libyan Desert) 1935. Mollusca. Proc. Egypt. Acad. Sci. *4*, 1948, 45-58, pl. 1.

Daines, L. L. (err. typo. as Daniels) 1917. On the flora of Great Salt Lake. Amer. Nat. *51*, 499-506.

Dempster, Robert P. 1953. The use of larval and adult brine shrimp in aquarium fish culture. Calif. Fish Game *39* (3), 355-364, 8 figs.

Eardley, A. J. 1938. Sediments of Great Salt Lake, Utah. Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol. *22*, 1305-1411.

Essig, E. O. 1948. The Ruppia balls of Little Borax Lake. Sci. Mon., Lond. *46* (6), 467-471, 5 figs.

Ferronnière, Georges. 1901. Etudes biologiques sur la Faune supralittorale de la Loire-Inférieure. Bull. Soc. Sci. nat. Ouest *11*, 1-451, 6 pl., map., text figs.

Florentin, R. 1899. Etude sur la faune des mares salées de Lorraine. Ann. sci. nat. zool. paleontol. *10*, 209-349, pls. 8-10, 4 figs.

Flowers, S. 1934. Vegetation of the Great Salt Lake region. Bot. Gaz. *95*, 353-418.

Fox, Denis L. and Sargent, M. C. 1938. Variations in chlorophyll and carotenoid pigments in the brine flagellate, *Dunaliella salina*, induced by environmental concentrations of sodium chloride. Chem. & Ind. (Rev.) *57* (47), 1111.

Frenzel, Johannes 1892. Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. *Salinella salve* nov. gen. nov. spec. Ein vielzelliges, infusorienartiges Tier (Mesozoon). Arch. Naturgesch. *58*, 66-96, 4 Holzschn., pl. 7.

GESSNER, Fritz 1957. Van Gölü. Zur Limnologie des grossen Soda-Sees in Ostanatolien (Türkei). Arch. Hydrobiol. *53* (1), 1-22, 5 figs., pls. 1-4.

GORTNER, Ross Aiken and HARRIS, J. Arthur 1921. Notes on the occurrence of Gammerus (sic) limnaeus Smith in a saline habitat. Science, N.S. *53* (1376), 460-462.

HATZIKAKIDIS, Athan. D. (Χατζηκακίδης, ΑΘ. Δ.) 1952 a. Διερεύνοις Τῶν Πινάκων Knudsen Προσδιορισμοῦ ῾Αλμυρότητος Θαλλασσίωη ῾Υδάτωη καὶ δυνατότηες ᾿Επεκάσεως αὐτῶν κατὰ Μείζουα Κλίμακα. Research and extension of Knuden's Tables, determining salinity in sea waters. Πρακτικα ᾿Ελληνικον Υδροβιολ. Ινστ. Praktika Hellenic Hydrobiol. Inst. Athens *6* (1), 55-71, figs.

HATZIKAKIDIS, Athan D. (Χατζηκακίδης, ΑΘ. Δ.) 1952 b. Εποχιακαι Υδσολογικαι ερευναι εις τας Λιμνοθαλάσσας μεσογγιου και Αιτωλικου. Recherches saisonnières hydrologiques des lagunes Messolunghi et d'Aitolokon. Πρακτικα ᾿Ελληνικου Υδροβιολ. Ινστ. Praktika Hellenic Hydrobiol. Inst. *6* (2), 85-143, 3 figs., 1 chart.

HEDGPETH, Joel W. 1956. The population of hypersaline and relict lagoons. Proc. XIV Int. Congr. Zool., pp. 452-453.

HEDGPETH, Joel W. 1957. Biological aspects *in* Ch. 23, Estuaries and Lagoons, Mem. geol. Soc. Amer. *67* (1), 693-729, figs. 14-30.

HEDLEY, Charles 1923. On a thalassoid element in the Australian molluscan fauna. Vict. Nat., Melb. *40*, 75-77.

HERRE, A. W. 1929. An American cyprinodontid in Philippine salt ponds. Philippine Jour. Sci., *38*, 121-127.

HILDEBRAND, Henry H. 1958. Estudios biológicos preliminares sobre la Laguna Madre de Tamaulipas. Ciencia (Mex.) *17* (7-9), 151-173, I fig.

HIRSCH, E. 1915. Salzwässer und Salzfaunen. Arch. Hydrobiol. *10*, 273-286.

HUBBS, Carl L. and MILLER, Robert R. 1948. The Great Basin. II: The zoological evidence. Bull. Univ. Utah *38* (20), (Biol. Ser. *10* (7)), 18-168, 29 figs., 1 map.

HUTCHINSON, G. Evelyn 1957. A treatise on Limnology. Vol. 1, Geography, Physics, and Chemistry. New York, John Wiley, 1015 pp., 227 figs.

HUTCHINSON, G. Evelyn 1937. A contribution to the limnology of arid regions primarily founded on observations made in the Lahontan Basis. Trans. Conn. Acad. Arts Sci. *33*, 47-132.

JACOBI, E. F. and BAAS BECKING, L. G. M. 1933. Salt antagonism and effect of concentration in nauplii of *Artemia salina* L. Tjidschr. ned. dierk. Ver. (3) *3* (2-3), 145-153, 6 figs.

JENNINGS, R. H. and WHITAKER, D. M. 1941. The effect of salinity on the rate of encystment of Artemia. Biol. Bull., Wood's Hole *80* (2), 194-201, 2 figs.

JOHNSON, Martin W. 1939. *Pseudodiaptomus* (*Pseudodiaptallus*) *euryhalinus.* Trans. Amer. micrs. Soc. *58* (3), 349-355.

JOHNSON, Martin W. 1953. The copepod *Cyclops dimorphus* Kiefer from the Salton Sea. Amer. Midl. Nat. *49* (1), 188-192, 18 figs.

KUENEN, D. J. 1939. Systematical and physiological notes on the brine shrimp, Artemia. Arch. néed. Zool. *3* (4), 365-449, 25 figs.

KUENEN, D. J. and BAAS BECKING, L. G. M. 1938. Historical notes on *Artemia salina* (L.) Zool. Meded. *20*, 222-230, 4 figs.

LACKEY, James B. 1938. The flora and fauna of surface waters polluted by mine drainage. U. S. Public Health Repts. *53* (34), 9 pp.

LADD, Harry S., HEDGPETH, Joel W. and POST, Rita 1957. Environments and facies of existing bays on the central Texas coast. Mem. Geol. Soc. Amer. *67* (2), 599-640, 2 pls., 6 figs.

LIGHT, S. F. 1938. New subgenera and species of diaptomid copepods from the inland waters of California and Nevada. Univ. Calif. Publ. Zool. *43* (3), 67-78, 23 figs.

LINDER, F. 1941. Contributions to the morphoogy and taxonomy of the Branchiopoda Anostraca. Zool. Bidr. Uppsala *20*, 103-302, 45 figs., 1 pl.

LOCHHEAD, John H. and LOCHHEAD, Margaret S. 1941. Studies on the blood and related tissues in Artemia (*Crustacea Anostraca*). J. Morph. *68* (3), 593-632, 7 figs.

MACDOUGAL, D. T. (et al.) 1914. The Salton Sea: A study of the geography, the geology, the floristics, and the ecology of a desert basin. Publ. Carneg. Inst. *193*, xi+182 pp., 32 pls.

MANN, K. H. 1958. Annual fluctuations in sulfate and bicarbonate hardness in ponds. Limn. and Oceanog., *3* (4), 418-422, 2 figs.

MAUCHA, Rezsö 1932. Hydrochemische Methoden in der Limnologie. Die Binnengewässer *12*, 1-173, 36 figs.

NILSSON-CANTELL, C. A. 1949. The Armstrong College Expedition to Siwa Oasis (Libyan Desert) 1935. Notes on a Balanus from the saline lake Birket ed Gessabaia (Exabaia). Proc. Egypt. Acad. Sci. *4*, 1948, 43-44.

OLIVIER, Santiago Raul 1952. Contribucion al conocimiento de la Laguna Salada Grande (Provincia de Buenos Aires, Argentina) I. Distribucion horizontal del plancton. Rev. bras. biol. *12* (2), 161-180, 11 figs.

OMER-COOPER, J. 1948. The Armstrong College Expedition to Siwa Oasis (Lybian Desert) 1935. General report. Proc. Egypt. Acad. Sci. *3*, 1-51, 16 pl.

PATRICK, Ruth 1936. Some diatoms of Great Salt Lake. Bull. Torrey bot. Cl. *63*, 157-166.

PAX, Ferdinand 1946. Die Mineralquellen des Glatzer Berglandes und ihre Fauna. Senckenbergiana, *27* (4/6), 89-110, 1 fig.

PAX, Ferdinand 1948. Die Tierwelt der mitteleuropäischen Schwefelquellen. Senckenbergiana *28* (4/6), 139-152, figs.

PAX, Ferdinand 1950. Tierleben in Schwefelquellen. Mikrokosmos *39* (11), 3 pp., 2 figs.

RAWSON, D. S. 1951. The total mineral content of lake waters. Ecology *32* (4), 669-672.

RAWSON, D. S. and MOORE, J. E. 1944. The saline lakes of Saskatchewan. Can. J. Res. *22*, 141-201, 9 figs.

REMANE, A. 1937. Über eine marine Tierform (acöles Turbellar) in der Salzquelle von Arten. Z. Naturw.Sachsen und Thürigen *91* (2), 78-80.

ROGERS, F. L. 1949. Three new subspecies of *Balanus amphitrite* from California. J. Ent. Zool. *41* (2), 23-32, pl. 1.

RUINEN, Jakoba 1938. Notizen über Salzflagellaten. II. Über die Verbreitung der Salzflagellaten. Arch. Protistenk. *90* (2), 210-258, 43 figs.

RUINEN, Jakoba and BAAS-BECKING, L. G. M. 1938. Rhizopods living in unusual environments. Arch. néed. Zool. *3* (Suppl.), 183-198, 11 figs.

SHATOURY, H. H. 1958. A freshwater mutant of Balanus amphitrite. Nature *181* (4611), 790-791.

SIMMONS, Ernest G. 1957. An ecological study of the upper Laguna Madre of Texas. Publ. Inst. Mar Sci. Texas *4* (2), 156-200, 14 figs.

SIMPSON, Don G. and GUNTER, Gordon 1956. Notes on habitats, systematic characters and life histories of Texas salt water Cyprinodontes. Tulane Stud. Zool. *4* (4), 115-134.

SMITH, J. L. B. 1952. Cyprinodont fishes from a sulphur-producing lake in Cyrenaica. Ann. Mag. nat. Hist. (12) *5* (58), 888-892, 2 figs.

SMITH, R. I. 1953. The distribution of the polychaete Neanthes lighti in the Salinas River estuary, California, in relation to salinity, 1948-1952. Biol Bull., *105* (2), 335-347, 2 figs.

SUWOROW, E. K. 1908. Zur Beurteilung der Lebenserscheinungen in gestätigten Salzseen. Zool. Anz. *32*, 674-677.

TALLING, J. F. 1951. The element of chance in pond populations. Naturalist, Oct.-Dec. 1951, 157-170.

THOMSON, J. Arthur 1929. Outlines of Zoology. Eighth ed., Oxford University Press, 972 pp., 528 figs.

THORPE, W. H. 1931 a. The biology of the petroleum fly. Science *73* (1882), 101-103.

THORPE, W. H. 1931 b. Miscellaneous records of insects inhabiting the saline waters of the Californian desert regions. Pan-Pacif. Ent. *7* (4), 145-153.

TUXEN, S. L. 1944. The hot springs, their animal communities and their zoogeographical significance. Zoology of Iceland, *I* (1), 1-206, 7 pls.

VER PLANCK, William E. 1954. Salines in southern California. In: Geology of Southern California. Bull. Calif. Min. Bur. *170*, pp. 5-14, 6 figs.

VORHIES, Chas. T. 1917. Notes on the fauna of Great Salt Lake. Amer. Nat. *51*, 494-499.

VOROB'EV, V. P. (ВОРОБЬЕВ, В. П.) 1940. Гидробиологический очерк восточного Сиваша и возможности его рыбохозяйственного использования. Труды Азово-Черном. Научно-исследов. Инст. Рыб. Хоз. Океан. *12*, 69-164, 13 рис., 20 карта.

VORONIKHIN, N. N. and KHAKHINA, A. G. (ВОРОНИХИН, Н. Н., и ХАХИНА, А. Г.) 1929. К биологии соляных озер Кулундинской степи. Изв. Гл. Бот. Сада СССР *28* (1-2), 149-162, 10 рис.

VOUK, Vale 1950. Grundriss zu einer Balneobiologie der Thermen. Basel, Verlag Birkhauser, 88 pp., 22 figs.

WHITNEY, David D. 1916. The transformation of *Brachionus pala* into *Brachionus amphiceros* by sodium silicate. Biol. Bull. *31* (2), 113-120.

WILLETT, G. 1945. The Acteocina of Salton Sink, Colorado Desert, California. Bull. S. Calif. Acad. Sci. *44* (1), 28-29.

WIRTH, Willis W. 1947. *Ephydra gracilis* Packard, a recent immigrant fly in Hawaii(Diptera: Ephyridae). Proc. Hawaii Ent. Soc. *13* (1), 141-142.

WIRTH, Willis W. 1954. A new genus and species of Ephydridae (Diptera) from a California sulphur spring. Wasmann J. Biol. *12* (2), 195-202, 2 figs.

WOODBURY, A. M. 1948. Animals and salinity in the Great Basin. Amer. Nat. *82*, 171-187.

WORLEY, Leonard G. 1929. The marine rotifer *Brachionus mulleri* subjected to salinity changes. Ecology *10* (4), 420-426.

WÜLKER, Wolfgang 1957. Eine spanische Halliella (Dipt. Chironomidae). Arch. Hydrobiol. Arch. Hydrobiol. *24* (3), 281-296, 5 figs.

ZAVREL, Jan and PAX, Ferdinand 1951. Die Chironomiden fauna mitteleuropäischer Quellen. Arch. Hydrobiol., Suppl. *18*, 645-677, 2 figs.

ZERNOV, S. A. (ЗЕРНОВ, С. А.) 1949. Общая гидробиология. Второе изд. Москва-Ленинград, Акад. Наук 587 стр., 216 рис.

DISCUSSION

CASPERS:

Dr. HEDGPETH sprach über die marine Reliktfauna in brackigen Inland-Gewässern. Es gibt hier auch den Extremfall, dass diese Reliktfauna heute auch in reinem Süsswasser lebt: Beispiel *Syngnathus* und andere marine Tiere in Reliktseen des alten Bosporus-Laufes in Anatolien (s. d. Untersuchungen von KOSSWIG).

BEADLE:

I should suggest that any name we adopt for these waters must imply the meaning « Inland Saline Waters ».

Macan

remarked that, as one interested in but not primarily concerned with saline waters, he found it tiresome, when reading the literature, to have to be continually converting ‰ sea-water to parts per million of chloride, to conductivity or to milliequivalents. He expressed the hope that the members of the symposium would be able to recommend one system for general use.

Beadle:

It is presumably the osmotic pressure of the water which is of main interest to biologists. Therefore a more direct measure of this (freezing point or vapour pressure) would be more appropriate than chlorinity, which can only be applicable to marine-brackish waters and cannot apply to fresh waters, concentrated seawater or inland saline waters.

But I would suggest that the best, easiest and quickest method to use in the field is measurement of electrical conductivity for which field equipment is available.

I think, however, that salinity should still be expressed ‰, and conductivity figures can be quickly converted to the equivalent ‰ sodium chloride.

Schmitz:

For different aspects it will be necessary to use different terms as freezing-point depression, milliequivalents or ‰ S.

Conductivity measurements seem to be quite sound in studying ionic total concentrations. For a given average relative concentration you can make up a relation between conductivity and total ionic concentration using a synthetic medium. Within certain limits even single ionic concentrations can be read by such a diagram. Such a method was used in a similar way by Rodhe for inland lake water.

D'Ancona:

I believe it convenient, for inland brackish waters, to distinguish between those that, having in the past been connected with the sea, can be considered as marine relicts and those have never been in connection with the sea.

Dahl:

We need a simple term covering all inland waters, because we need it for all those waters which are not in communication with the sea. After that we have to distinguish between those inland waters which have a relict marine fauna and those which have not. There are types intermediate between those two main types.

Havinga:

It has been proposed to make a distinction in salt waters after their history. Would it not be better to use the chemical composition as a means to distinguish those waters? I should like to ask could not we call haline waters those in which the Knudsen principle of S/Cl could be used at least without making essential mistakes?

We could call then saline waters those salt waters in which applications of the Knudsen principle would bring about essential deviations.

HEDGPETH:

While it is obvious that many of us would like to have some uniform way of characterizing inland waters, enough has also been said to indicate the difficulties. In particular, any uniform scheme will obscure the most essential chemical variable, the proportions of the various ions. As clumsy as they may be, I think that the ionic field diagrams, or perhaps simple bar graphs, provide the only adequate information, and we should encourage workers to publish tables of relative concentrations in their papers even if they do not prepare the graphs. As for the distinction between inland waters which were once connected with the sea and those which have never had any such connection, I wonder where we should draw the line for such extreme examples as the Anatolian lakes mentioned by Dr. CASPERS, Lake Tanganyika with its amazing prosobranch fauna and e.g., the Caspian Sea. Perhaps we should consider only Pleistocene and Recent connections with the sea?

I had not realized, until Dr. BEADLE's comment, that « mineral water » was so exclusively a beverage, as « mineral spring » in the U.S.A. does not necessarily imply potable water; many such springs would be a severe strain on the kidneys and more so on the palate than the « oligominerale » water we had with our lunch at Chioggia. Moreover, I doubt that we could persuade the marine people to give up « saline » in favor of « haline » as Dr. HAVINGA suggests, and this will not, of course, help us in recognizing the different kinds of waters or the pronounced annual variations which may occur in them.

L. C. Beadle

Dept. of Zoology, Makerere University College, Kampala, Uganda

OSMOTIC AND IONIC REGULATION IN RELATION TO THE CLASSIFICATION OF BRACKISH AND INLAND SALINE WATERS

It is generally agreed that salinity, with associated osmotic and ionic properties, is the predominant factor in the environment of brackish water organisms, and that a satisfactory biological classification of brackish waters must in principle be based on zones in a salinity gradient. It follows from this that the salinity range occupied by a given species in nature depends upon the efficiency of the physiological mechanism by which it is adapted to changes of salinity in the environment. My object therefore is to discuss whether there is any relation between the type of regulating mechanism and the natural salinity range; whether in fact a study of the physiology of osmotic and ionic regulation can assist the ecologist in devising a useful classification.

The physiological purpose of regulation is the maintenance of properly functioning tissues in an unfavourable environment. For animals we now know something of the internal conditions neccessary to ensure this. It is not primarily a question of maintaining a body fluid of a certain osmotic pressure or even, within limits, of a certain composition. Recent work on muscle and nerve has shown that proper functioning depends upon the maintainance of a d i f f e r e n c e in concentration of certain ions inside and outside the cells. The intracellular concentration of potassium, for instance, must be kept higher, and that of sodium lower, than in the blood (Beadle 1957).

Adaptation to low salinities by some marine animals has in fact been achieved without osmotic regulation, that is by some which are ' poikilosmotic '. For instance *Aurelia aurita* and *Mytilus edulis* have invaded waters in the Baltic as low as 4-6 ‰ (Välikangas 1933). It is very interesting to note that this water is about isotonic with the most dilute body fluids found in freshwater animals (e. g. *Anodonta cygnea*. Beadle 1943). The ionic balance between tissues and body fluids in such animals should be investigated and compared with that of freshwater animals. The possession of a mechanism to regulate this balance when the body fluid is diluted is presumably one of the factors which distinguishes them from other marine animals which are incapable of adaptation to low salinities.

Now, adaptation to freshwater neccessarily involves osmotic regulation

of the body fluids and for this reason the development of such regulation in a number of brackish water animals is of great interest. But it must be emphasised again that penetration of low salinity brackish water has often been achieved without it. In fact it has been reported that some poikylosmotic animals such as *Mytilus edulis* have a lower salinity limit equal to that of some partially homoiosmotic species such as *Nereis diversicolor* (VÄLIKANGAS 1933). Such examples show that there is a cellular ionic regulating mechanism which is as important as osmoregulation of the body fluids in enabling some marine animals to live in brackish waters. This mechanism does not seem to have been investigated in poikilosmotic animals, but in *Carcinus maenas*, which is partially homoiosmotic, SHAW (1955 a & b) has shown that when the blood

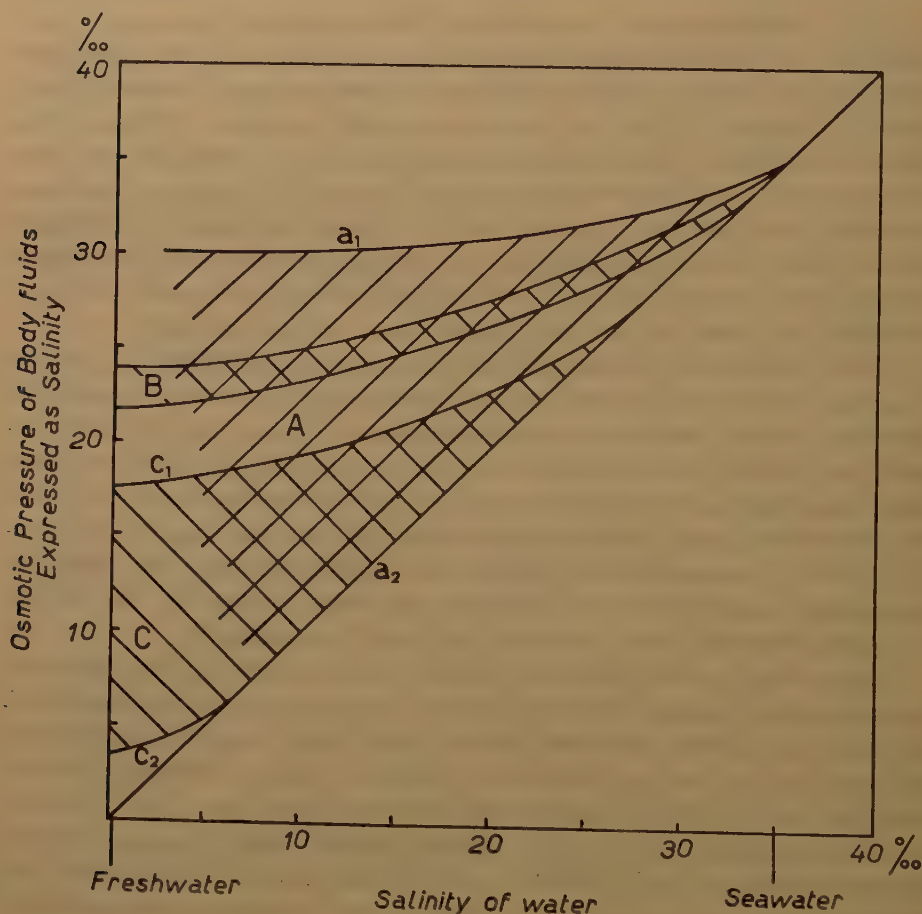


FIG. 1.

Diagram representing the relation between the osmotic pressure (expressed as salinity) of the blood and external water, A in brackish, B and C in freshwater animals. For further explanation see text (p. 145).

is diluted in brackish water the ionic ratios between muscle cells and blood, which are temporarily upset, are restored to the same values as in seawater by active processes across the cell surface.

Those partially homoiosmotic brackish water animals, which in varying degrees maintain hypertonic body fluids in dilute seawater, do so by the active uptake of ions from the water. This seems to have been evolved by the intensification of the ionic regulation found in all marine animals. The excretory organs do not play a direct part in this since they produce a urine isotonic with the blood. Without direct assistance from the kidneys a few have actually become established in freshwater (e. g. *Eriocheir sinensis* and *Potamon spp.*) and the blood osmotic pressure of these is astonishingly high (equivalent to 20-25 ‰).

But the majority of freshwater animals have developed yet other means of withstanding their physiologically very difficult environment. In the first place their excretory organs, by producing a urine hypotonic to the blood, play a direct part in osmoregulation, and secondly the blood osmotic pressure has been allowed to drop to a more manageable level, in most species equivalent to 5-15 ‰ salinity. This is not possible without considerable adjustments at the cell surfaces.

Most freshwater animals are capable of living in low salinity brackish water, but the experimental evidence suggests that the limiting salinity for each species is related to the osmotic pressure of the body fluids in freshwater. The adaptation of the tissues to a blood of low osmotic pressure is apparently irreversible and most freshwater animals are unable to maintain a blood hypotonic to the external water, and with few exceptions they are restricted to salinities below 10 ‰.

These ideas should become more intelligible from an inspection of Fig. 1., which is a diagrammatic consolidation of all the relevant data available and is designed to represent:

A. The spread of the body-fluid external water osmotic pressure curves of marine brackish water animals, from that of the most homoiosmotic known (*Holoecius cordiformis* a_1) to the poikilosmotic species (e. g. *Aurelia aurita* a_2). The lower limits are very variable (represented by the undefined left hand edge of area A) but all have failed to colonise freshwater.

B. The few species known (*Potamon spp.* and *Eriocheir sinensis*) which have succeeded in penetrating freshwater without a renal osmoregulatory mechanism. The very high blood osmotic pressure is maintained by active uptake of ions.

C. The majority of freshwater animals, whose osmoregulation is effected both by active uptake of ions and by a renal mechanism. In addition the blood osmotic pressure has been lowered in varying degrees, the highest known being that of *Potamobius astacus* (c_1) and the lowest *Anodonta cygnea* (c_2).

The right hand edge of area C, which is the isotonic line, represents the fact

that the upper salinity tolerance limit of most freshwater animals is related to the blood osmotic pressure in freshwater and that they are incapable of hypotonic regulation.

Whether there is in fact a large gap between the freshwater animals of types B and C will be decided when more animals have been investigated.

Let us now consider the relevance of these physiological facts to our present subject and ask the question — is there any correlation between the nature of the regulatory mechanism and the natural salinity range of a brackish water animal? The answer would be easier to give if we knew more than we do at present, but there is little doubt that it would never be a confident affirmative. A classification of brackish waters based on such physiological data could comprise at most the following three zones.

1. A zone inhabited by poikilosmotic marine animals with little or no powers of adapting their tissues to a diluted blood. This would include at least the hyper- and eu-haline regions, but the lower limit would probably never be definable.

2. An extensive zone below 1. and extending approximately to 5 ‰, which is the lower limit to which poikilosmotic animals are known to penetrate. In this are to be found species with and without osmoregulation and with varying powers of adapting their tissues to changes in the composition of the body fluids. But there seems to be no relation between the type of regulatory mechanism and the natural salinity range.

3. Below about 5 ‰ and including freshwater. Apart from a few such as *Potamon spp.* the inhabitants of this zone are all, so far as we know, physiologically freshwater animals in that their osmotic regulation is effected both by active ion uptake and by the excretion of hypotonic urine. The study of inland saline waters, which I shall now discuss, indicates that the upper limit of this zone (about 5 ‰) would be considerably higher if the penetration by freshwater animals were unhampered by some factors other than salinity.

The problem of inland saline waters is obviously a more difficult one. It is not even quite clear how they are to be defined. An isolated coastal lagoon with salt water derived from the sea will develop the faunal and floral characteristics of an inland saline water though the salinity may not rise above the marine-brackish range. The difference between such a water and one in open communication with the sea is thus due to factors other than salinity. Absence of large predators, lack of movement, wide temperature fluctations and chemical changes resulting from stagnation are all common features of coastal lagoons. They are often inhabited by Insects, Phyllopod Crustacea and Rotifers and others which are absent from the neighbouring ‘ open ’ brackish water whose salinity and inorganic composition may be identical with that of the lagoons. It is not uncommon that a coastal lagoon is at one time isolated and at another time wide open to the sea and invaded by a marine fauna — a situation disconcerting to the classifier.

What might be termed true inland saline waters, more appropriately named, are those whose salts are not derived from the sea (at least not the contemporary sea) but from various geological sources. They may be situated well inland, even in the centre of a continent, and have no marine element in the fauna. Isolation can be a potent factor determining the fauna. The composition as well as the salinity may vary enormously between one water and another, and considerable changes in the relative concentration of ions may occur from time to time in the same water.

I will mention two types with which I am personally familiar, (1) the relatively neutral saline waters of French North Africa of pH 7.5-8.5 in which the anions are mainly chloride and sulphate (GAUTHIER 1928; BEADLE 1943 b), and (2) the highly alkaline waters of the volcanic regions of East Africa which are dominated by carbonate and bicarbonate and whose pH may in extreme cases exceed 10.5 (JENKIN 1932; BEADLE 1932). It has always been a wonder to me both that anything can live in the alkaline crater lakes of East Africa and that there is in fact some similiarity between the flora and invertebrate fauna of these two types of saline waters and, as far as I have been able to discover, those of saline waters in other parts of the world. Such is the general impression when comparing these african waters with the saline lakes of Sakatchewan investigated by RAWSON and MOORE (1944), though each has also its own local species. Certain saline water species seem to be almost cosmopolitan such as the rotifer *Brachionus plicatilis* and the copepod *Laophonte mohammed*.

I would attribute this relative insensitivity of the saline water fauna to great changes in the chemical composition of the environment to the fact that the typical saline water animal is of freshwater origin. This may appear paradoxical but the aquatic insects, phyllopod, copepod and cladoceran crustacea, and rotifers, which tolerate high salinities, all belong to predominantly freshwater groups. Moreover the few saline water insect larvae and phyllopod crustacea, which have been investigated, maintain the osmotic pressure of their blood at the low level characteristic of freshwater animals even when living in water considerably more saline than seawater. This has been achieved by virtue of the low permeability of the body surface and by the addition of a mechanism, sited mainly in the excretory organs, for maintaining the body fluid strongly hypotonic to the external medium.

Experiments in my laboratory (unpublished) have shown that there is a powerful mechanism for the internal regulation of pH in the mosquito larva *Aedes natronius*, which lives in highly alkaline lakes. Water containing carbonate and with a pH exceeding 10.5 is swallowed and brought to a pH below 8 by the secretion of an unidentified acid in the midgut.

A biological classification of inland saline waters must therefore be based on the study of the penetration of *freshwater* species into waters of increasing salinity. One of the difficulties is that there are very few known regions where

there is a large number of waters covering a wide range of salinity. The best known to me is French North Africa where GAUTHIER, and later I, were able to examine more than seventy waters ranging up to about 95‰ with one gap between 40 and 50‰. (GAUTHIER 1928; BEADLE 1943). RAWSON and MOORE (1954) investigated a series of sixty lakes in Saskatchewan ranging up to 30‰ and one at 120‰, thus leaving a large gap. When one compares these with the data available from a continuous gradient of brackish water as found in the Baltic, it is clear that the basis for classification is rather uncertain. Since the faunas of inland waters of all kinds are proverbially erratic, it would be neccessary to study each several times and at different seasons to be certain of getting a complete picture. This has seldom been done.

Nevertheless, and in spite of the great differences in composition of the waters in different regions, I believe that the ecological and physiological data would justify a very rough classification of inland saline waters into three main zones of salinity. I suggested this in a previous review (BEADLE 1943 a) as the result of my own experiences in Algeria and from the literature available at that time. More recent information known to me does not in my opinion suggest a more suitable basis for classification.

(1) A lower range up to about 15‰ which may be colonised by a large number of species which are normal inhabitants of freshwaters. In the medit-terranean region these include the amphibia *Rana ridibunda* and *Bufo vulgaris* (Beadle 1943 b). Many freshwater fish are also found in this range in the East African Lakes and in the saline lakes of Saskatchewan (BEADLE 1932; RAWSON and MOORE 1944). These animals are no doubt restricted to this zone by their inability to keep their body fluids hypotonic to the water, their tissues being irreversibly adapted to an internal medium of low osmotic pressure. A number of experiments by various authors, in which freshwater animals have been subjected to water of increasing osmotic pressure, suggest that for most species the limit of tolerance is reached when the water is approximately isotonic with the blood (see Fig. 1.) *Potamobius astacus* can thus withstand an external osmotic pressure about three times that tolerated by *Anodonta cygnea.*

(2) A median range between about 15 and 50‰ inhabited by species which show a distinct preference for saline water though many also occur in the lower range and some even in freshwater. Some of these waters which are near the sea may be colonised by brackish species such as *Palaemonetes varians.* The majority of species are however of freshwater origin and we do not yet know how many of them have developed a mechanism for hypotonic regulation, though we can be reasonably certain that most of those adapted to the upper part of this range would have done so.

(3) From 50‰ to near saturation. Relatively few species can withstand this but certain insect larvae, rotifers, phyllopod, copepod and cladoceran crustacea are well known. In the case of two species (the mosquito larva *Aedes detritus* and the phyllopod *Artemia salina*) a powerful hypotonic regulating

mechanism has been demonstrated by which the blood osmotic pressure is kept at the level of freshwater animals even in water approaching saturation (BEADLE 1939; RAMSAY 1950; MEDWEDEWA 1927). Many can also live in lower salinities and a few even in freshwater. Physiologically the latter resemble the eel and salmon in possessing an osmoregulatory mechanism functioning in both directions.

It is doubtful whether the ecologist would find either of these classifications adequate or very helpful. It could be argued that they merely express the impossibility of a classification based on physiology, since they do little more than record the existence of the two extreme conditions with a continuous gradient between them. But the little more information which is contained in the above classifications is surely of importance in the present connection, and must be taken into account.

Reference had been made during this symposium to factors other than salinity which are of ecological importance in these waters. Temperature, water movement, and conditions arising from organic decomposition will, in addition to the osmotic pressure of the water, set limits to the range in which a species can live. It is important however to realise that in nature an animal is rarely found under the total range of conditions which it can be shown to survive in the laboratory. In some cases this is clearly due to the fact that the natural limits are set by the least resistant stage in the life history. BOGUCKI (1954) has shown that young *Nereis diversicolor* are more resistant to dilution then either prelarval, larval or older stages, and can even survive in freshwater. Another factor may be the behaviour of the animal itself. GROSS (1958) found that the crab *Pachygrapsus crassipes*, though capable of living healthily in a wide range of salinities, will, when given the choice, move into seawater even after acclimatisation to a very different salinity. Such reactions may be common and play an important part in determining the actual distribution in nature.

In conclusion I should say that there is not in my opinion any justification for a single biological classification covering both marine-brackish and inland-saline waters. This will be apparent from what I have said. Of the various differences mentioned the most fundamental is that the former have been colonised primarily from the sea and the latter from freshwater.

SUMMARY

A study of the distribution of the known types of regulatory mechanism could support at most a rough classification of brackish waters into three salinity zones - the two extremes and an extensive intermediate zone.

A similar tripartite classificaton for inland saline waters could be justified from the physiological data, though the main regulatory mechanism is different from those found in brackish water animals.

There is no justification for a single biological classification embracing both brackish and inland saline waters, partly because of the extreme variability in chemical composition of the latter, but mainly because the fauna of brackish waters is mostly derived from the sea and that of inland saline waters from freshwater.

RIASSUNTO

Regolazione osmotica e ionica in relazione alla classificazione delle acque salmastre e salate interne

Uno studio della distribuzione dei tipi conosciuti di meccanismi regolatori può fornire tutt'al più una rozza classificazione delle acque salmastre in tre zone di salinità, due estreme ed una ampia zona intermedia.

Una simile classificazione tripartita per le acque salate interne può essere giustificata dai dati fisiologici, benchè il principale meccanismo regolatore sia diverso da quello trovato in animali d'acqua salmastra.

Non c'è giustificazione per una classificazione biologica unitaria comprendente sia le acque salmastre che quelle salate interne, in parte per l'estrema variabilità nella composizione chimica di queste ultime, ma principalmente perchè la fauna delle acque salmastre è per la maggior parte derivata dal mare e quella delle acque salate interne dalle acque dolci.

REFERENCES

Beadle, L. C. 1932. J. Linn. Soc. (Zool.) *38*, 157.

Beadle, L. C. 1939. J. exp. Biol. *14*, 156.

Beadle, L. C. 1943 a. Biol. Rev. *18*, 172.

Beadle, L. C. 1943 b. J. Linn. Soc. (Zool.) *41*, 218.

Beadle, L. C. 1957. Ann. Rev. Physiol. *19*, 329.

Gauthier, J. 1928. Recherches sur la Faune des Eaux Continentales de l'Afrique du Nord. Alger.

Gross, W. J. 1958. Biol. Bull. *113*, 268.

Jenkin, P. M. 1932. Ann. Mag. nat. Hist. ser. 10, *18*, 133.

Medwedewa, N. B. 1927. Z. vergl. Physiol. *5*, 547.

Ramsay, J. A. 1950. J. exp. Biol. *27*, 145.

Rawson, D. S. and Moore, J. E. 1944. Canad. J. Res. *22*, 141.

Shaw, J. 1955 a. J. exp. Biol. *32*, 383.

Shaw, J. 1955 b. J. exp. Biol. *32*, 664.

Välikangas, I. 1933. Verh. int. Ver. Limnol. *6*, 62.

DISCUSSION

HEDGPETH:

I am glad to see that we are in essential agreement. From the physiological viewpoint it would be interesting to know the differing tolerance of the same or similar organisms for different compositions of inland saline waters. I would like to ask Prof. BEADLE how much information there is about tolerance to different compositions. He has mentioned only tolerance to different total salinities. Within any one range how much tolerance is there o different compositions?

MACAN

asked to what extent variations in ionic composition within a given total salinity affected species tolerant of very concentrated solutions.

SCHMITZ:

Differences in tolerance of salinity depending on different relative ionic concentrations have been reported by Russian authors (BIRSTEIN and BELIAEV) for *Dykerogammarus haemobaphes*, which is less tolerant against water of Lake Balkhash than against Lake Aral water.

According to our experiences many of the animals tolerating brackish water tolerate marine type water best and sodiumchloride-type water comparatively badly. But it is only a gradual difference.

SEGESTRÅLE:

There was a point in Prof. BEADLE's lecture which I should like to comment upon.

Prof. BEADLE mentioned that experiments have proved that species with a wide tolerance range with respect to salinity clearly prefer a certain part of the range. This seems to be in agreement with conclusions which I have reached in connection with recent investigations into the glacial relicts of Northern Europa. It seems that the brackishwater species have generally developed from marine forms in *isolated* areas, under strong selection pressure, and not in diluted marine waters with open connection with the ocean. In other words, they would have developed « deliberately », but only if « forced » to develop.

BEADLE:

It is impossible to decide without experiment whether the differences between the faunas of inland saline waters are due to differences in water composition or to the accidents of isolation. I cannot recall any experiment relating to this problem, but we have recently found that the eggs of *Artemia salina* will hatch normally in the water of one of our alkaline crater lakes (pH 10.5+) adjusted to the salinity of seawater, but the nauplii die during the first twenty four hours. In this crater lake is found the phyllopod crustacean *Branchinella ornata*.

Hubert Caspers
Zoologisches Staatsinstitut und Museum Hamburg, Hydrobiologische Abteilung

DIE EINTEILUNG DER BRACKWASSER-REGIONEN IN EINEM AESTUAR

demonstriert an der Elbe, unter Berücksichtigung der neuen Brackwasser-Nomenklatur (Venedig-System)

Inhalt.

I - Brackwasserzonen in Aestuaren: Allgemeine Gesichtspunkte.

Es ist verständlich, dass die Typisierung und Einteilung der Brackwasser-Regionen bisher fast ausschliesslich aufgrund der Verhältnisse in *stationären* Brackwasser-Gebieten erfolgte, d. d. solcher Gebiete, in denen — innerhalb eines gewissen, aber begrenzten Schwankungsbereiches — grössere Zonen jeweils einen konstanten Salzgehalt aufweisen. Durch das Strömungsregime stellen sich zwar auch hier Komplikationen in Form von Zungen oder Überschichtungen ein, aber diese Spezialerscheinungen sind im ganzen doch durch eine relative Konstanz geprägt. Zu diesem stationären Typ der Brackgewässer gehören vor allem die brackigen Randmeere, weiter durch Süsswasserzuflüsse geprägte Meeresbuchten, Küstenseen und andere Meeresrand-Zonen.

Dem gegenüber müssen aber die *instabilen* Brackwasserzonen herausgestellt werden, die gerade durch jahreszeitliche oder unperiodisch-langjährige Variationen der Salzgehaltsverteilung geprägt sind (s. auch Petit & Schachter, 1951). Dieser Typus ist in den *Aestuaren* verwirklicht, also den in ein Gezei-

tenmeer sich öffnenden Flussmündungen. In diesen findet eine Vermischung von See-und Süsswasser statt, die bereits im Vormündungsgebiet beginnt und sich im Aestuar, z. T. über eine weite Strecke, fortsetzt entsprechend dem Eindringen der Gezeitenwelle. Die Ausdehnung der sich so ergebenden Brackwasser-Stufen ist abhängig von einer ganzen Reihe von Faktoren (vergl. CASPERS, 1958):

1. Gestaltung des Küstengebietes, Untergrund, Höhendifferenzen;
2. Form der Flussmündung (Trichter, Delta, Barren);
3. Tidenhub im Vormündungsgebiet;
4. Mittlere Abflussmenge des den Strom hinabgeführten Süsswassers;
5. Jahreszeitliche oder unperiodische Unterschiede der Wasserführung;
6. Unterschiede der Windrichtung und Windstärke;
7. Salzgehalt des Vormündungsgebietes.

Eine Reihe dieser Faktoren ist periodischen oder unperiodischen Änderungen unterworfen mit der Folge einer oft beträchtlichen Verschiebung der Salzgehaltszonen. Durch den Tidewechsel selbst ergibt sich bereits eine pendelnde Verschiebung der Wasserkörper, z. T. mit Überschichtungen oder Zungenbildungen, die allerdings gerade wegen ihrer Rhythmik nur in gewissen normalen Grenzen verläuft; ihr Umfang ist innerhalb der Variationsbreite der einzelnen Brackwasserregionen anzugeben.

Wesentlich bestimmender sind aber die unperiodischen Schwankungen, die sich einmal aus dem Windstau, zum anderen aus der unterschiedlichen Oberwasserführung des Flusses ergeben. Auch diese Änderungen können saisonalen Charakter haben (z. B. Wechsel von Trocken-und Regenzeiten, besonders in tropischen und subtropischen Aestuaren: Südafrika, Australien; Jahreszeiten bevorzugter Windrichtung); einschneidend sind langjährige Veränderungen der Wasserführung. In regenarmen Jahreszeiten oder Jahren vermag der das Salzwasser in das Aestuar drückende Flutstrom erheblich weiter in dem Fluss vorzudringen mit der Folge einer beträchtlichen Aufwärtsverlagerung und Auseinanderziehung der « normalen » Brackwasserregionen; in niederschlagsreichen Zeiten (Regen oder Schneeschmelze) andererseits ist die Wasserführung des Flusses so mächtig, dass der Flutstrom nur einen sehr reduzierten Teil des Aestuars zu erfassen vermag und die Brackwasserregionen dadurch auf einen schmalen Bereich zusammengedrängt werden. - Umgekehrt kann bei Sturmfluten viel Seewasser in das Aestuar hineingedrückt werden. Überraschenderweise werden die Brackwasserregionen dadurch aber nicht auseinandergezogen, sondern im Gegenteil ergibt sich durch den Stau des Oberwassers eine Stauchung der Regionen auf einen kürzeren Flussabschnitt.

Diese Tatsachen lassen erkennen, dass für die biologische Typisierung der Brackwasserregionen in Aestuaren gerade die Kenntnis des Umfanges der periodischen und unperiodischen Schwankungen von vordringlicher Bedeutung ist. Eine solche Analyse ergibt, dass diese Instabilitätsfaktoren wesentlich geän-

dertere Bedingungen für die Flora und Fauna schaffen als dies in stationären Brackwassergebieten der Fall ist. Es ergibt sich ferner, dass in Aestuaren ein Typus-Unterschied zweier floristischer und faunistischer Bereiche wesentlich ist, der in brackigen Randmeeren eine nur geringere Rolle spielt: Plankton und Bodenfauna (+ Flora). Das Plankton spiegelt naturgemäss die jeweiligen hydrographischen Verhältnisse am Ort mit allen auch kurzfristigen Differenzierungen. Die Bodenfauna dagegen ist ortsgebunden und muss damit die möglichen hydrographischen Schwankungen des Wohnortes ertragen können. Wir werden also in Aestuaren bei der sedentären Flora und Fauna weitgehend euryoeke, vor allem euryhaline Formen antreffen. Das schliesst allerdings nicht aus, dass es auch hier in Abhängigkeit von der Wasserführung Besiedlungsverschiebungen gibt, die sozusagen einen historischen Charakter haben: die benthalen Arten besitzen — zumindest soweit es sich um thalassogene Formen handelt — planktische Entwicklungsphasen, die dann wie alles Plankton dem Strömungsregime unterworfen sind mit der Folge einer sehr unterschiedlichen Ausbreitung im Aestuar. Viele gehen dabei zugrunde, sofern sie in Regionen verdriftet werden, deren hydrographisches Gesamtregime über ihre ökologische Valenz hinausgeht; manche weisen jedoch in ihrer benthalen Phase eine erstaunliche Valenz auf, so dass ihr zeitweises Vorkommen in sonst von der betreffenden Art nicht besiedelten Regionen aus der Kombination des extremweiten Larventransportes + ökologische Valenz der adulten Form resultiert. Zum anderen ist bei der oft weiten Verdriftung des Planktons zu berücksichtigen, dass dieses dabei viel weniger in andere hydrographische Bedingungen gerät als aus der regionalen Verschiebung zunächst anzunehmen wäre: das Auf- und Abpendeln im Gezeitenstrom belässt diese Formen zunächst im gleichen Wasserkörper, und erst allmählich ergibt sich aus dem Reststrom (+ Turbulenz) eine Verdriftung in Pejuszonen. Jedenfalls ist die Zeit, die Plankter in einem für sie optimalen Wasserkörper sind, ausreichend für ihre Vermehrung. Dies bedingt, dass wir in einem Aestuar typische Brackwasserformen weit eher bei Planktern als bei Bodentieren erwarten können. Letztere müssen in der Regel als euryoeke Formen aufgefasst werden, die entsprechend ihrer ökologischen Valenz als thalassogene oder (in geringerem Umfange) limnogene Formen im Brackwasserbereich eines Flusses zu existieren vermögen, eventuell sogar aus Konkurrenzgründen hier eine besonders starke Entwicklung aufweisen, deren Gesamtverbreitung jedoch zeigt, dass es sich hier um ein Randgebiet und nicht um das Zentralgebiet der betr. Art handelt.

Stellen wir in der Brackwasserzone eines Aestuars « typische », d. h. auf das Brackwasser bzw. eine seiner Regionen beschränkte, regelmässig hier vorkommende Plankter fest, so ist ohneweiteres zu folgern, 1. dass ihre Entwicklungszeit im ganzen kürzer ist als die Durchschnittszeit, welche die Individuen in dem Wasserkörper verbleiben, und 2. dass ihre Vermehrungsrate den Verlust durch Abdriftung ausgleicht. Alle anderen im Brackwasser des Aestuars

zu findenden Plankter, die nicht diese Voraussetzung aufweisen, sind keine eigentlichen, d. h. autochthonen Brackwasserformen.

Ein weiteres Charakteristikum für viele Aestuare ist die Erscheinung, dass innerhalb des Brackwassergebietes eine Zone besonders starker Wassertrübung vorhanden ist. Diese ist vor allem auf gesteigerte Turbulenz - als « Sinkstoff-Falle » - zurückzuführen (POSTMA & KALLE, 1955): neben dem aufgewirbelten Sand sind es vor allem Diatomeenschalen und andere organogene Reste, die zu dieser Trübung beitragen, ferner das abgestorbene Plankton, das bei der Auf- oder Abverdriftung im Aestuar in den Pejusbereich gelangt war. Für das thalassogene wie das limnogene Plankton stellt diese zur Süsswassergrenze verschobene Trübungszone (in der Elbe bei Brunsbüttel, ca 2‰ S) ein Minimumgebiet auch deswegen dar, weil die Extinktion hier die Assimilation unterbindet, mechanische Schädigungen auftreten und die Trübe zu Verklebungen der Plankter führt. Es ist verständlich, dass gerade diese Trübungszone eine wirksame Lebenssperre darstellt.

Diese allgemeinen Ausführungen sollen nun am Beispiel des Elbeaestuars näher demonstriert werden. Daran anschliessend sollen die speziellen Verhältnisse dieser Flussmündung mit der beim Symposium über die Klassifikation der Brackgewässer in Venedig 1958 beschlossenen Nomenklatur interpretiert werden.

II - DIE VERHÄLTNISSE IM ELBE-AESTUAR.

Über die Biologie der Backwasserzonen im Elbe-Aestuar wurde bei der Tagung der Internationalen Gesellschaft für theoretische und angewandte Limnologie 1956 in Helsinki berichtet (CASPERS, 1958). Einige Tatsachen müssen hier — in Erweiterung der obigen Mitteilung — kurz referiert werden, um darauf die Erörterung der regionalen Gliederung der Brackwasserzonen und ihrer Terminologie basieren zu können.

1) Hydrographie.

Die Karte der hydrographischen Gliederung des Elbe-Aestuars (Abb. 1) zeigt, dass die Vermischung von Süss- und Seewasser über eine weite Strecke ausgezogen ist: von ca 30‰ beim Übergang zur offenen Nordsee (Feuerschiff Elbe 1) über ca 16‰ vor Cuxhaven und 5‰ an der Ostemündung bis zur Brackwasser-Obergrenze, die in der Regel etwa in der Querlinie Glückstadt-Krautsand, ca 55 km oberhalb von Cuxhaven, anzugeben ist.

Zu diesen Angaben ist zu bemerken, dass es sich in mehrfacher Hinsicht um Durchschnittswerte handet:

1. gibt es nach Jahreszeit, Oberwasserführung, Tidenhöhe und Windrichtung periodische und unperiodische Schwankungen beträchtlichen Umfanges, durch welche der Salzgehalt in einem Gebiet erhöht oder erniedrigt werden kann und durch welche weiterhin die gesamten Brackwasser-Regionen in ihrer Längserstreckung verkürzt oder verlängert werden können: Abb. 2.

2. sind innerhalb eines Elbequerschnittes Zungenbildungen und Überlagerungen vorhanden = Differenzierungen der Wasserkörper in horizontaler wie vertikaler Richtung.

3. ändert sich an jeder Stelle des Aestuars im Tidewechsel die Stromrichtung und damit der Salzgehalt. Die Folge ist eine periodische Auf- und Ab-Verschiebung der Brackwasserregionen.

Diese hydrographischen Eigenarten sollen hier nicht im einzelnen referiert werden (s. hierzu Hensen, 1953, Lucht, 1953); in ihrem komplexen Zusammenspiel bilden sie das « Milieu » für die Lebewesen des Aestuars.

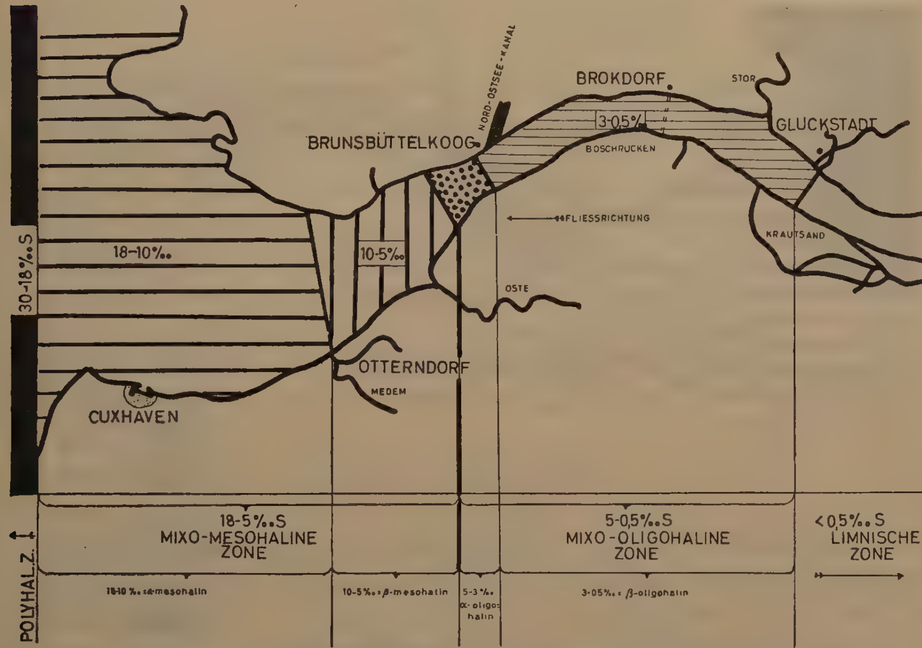


Abb. 1. - Karte der hydrographischen Gliederung des Elbe-Aestuars.

Dieses « Milieu », das hier für die Brackwasserregionen zu behandeln ist, ist nun für die benthalen Organismen einerseits und das Plankton andererseits wesentlich verschieden (vergl. auch Abschn. I); die Zusammenhänge sollen hier noch im Hinblick auf die Frage der Plankton-Verdriftung erläutert werden.

Das Plankton verbleibt — entsprechend dem Auf- und Abpendeln des Gezeitenstromes — über eine relativ lange Zeit im etwa gleichen Wasserkörper, also auch etwa im gleichen Salzgehalt (Schwimmerversuche — Laucht, 1956 — haben erwiesen, dass ein eingesetzter Schwimmkörper in 2 Tagen bis 7 mal in verschiedener Richtung eine Stromstelle passieren kann). Es sind hier Zeitwerte von mehreren Wochen anzugeben, die also für viele Plankter

ausreichen, um den Entwicklungszyklus zu vollenden und damit den Individuenbestand — abgesehen von jahreszeitlichen Änderungen — in der betreffenden Gedeihregion konstant zu halten.

Der Tidenströmung überlagert ist die allgemeine Abwärtsströmung des Flusses, durch welche die Wasserkörper in Richtung zur Mündung des Aestuars verdriftet werden. Die lebenden Planktonorganismen werden damit also zwangsläufig in Zonen erhöhten Salzgehaltes überführt. Die Schnelligkeit ihres Absterbens ist dann abhängig von der Salztoleranz der Art: hieraus resultiert die

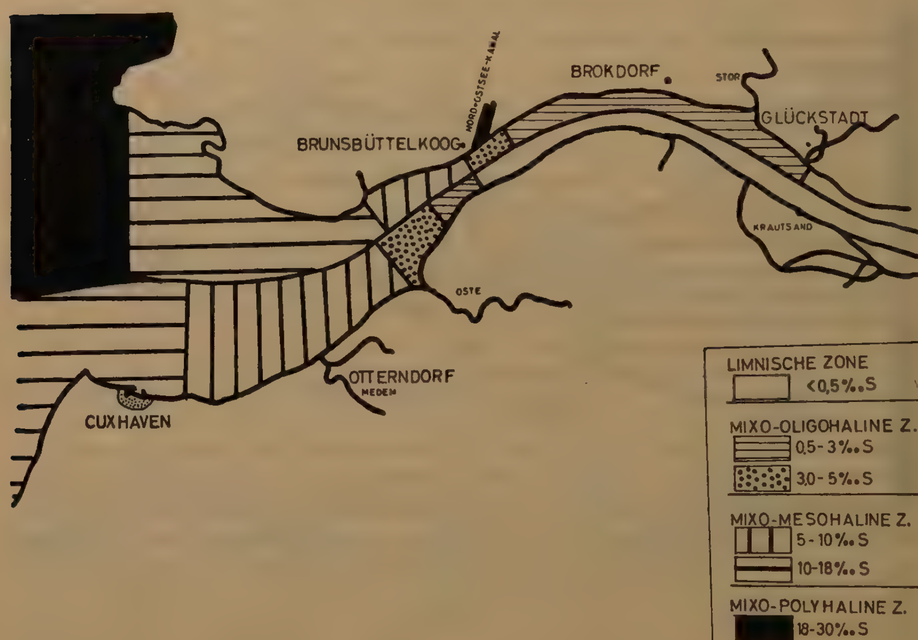


ABB. 2. - Mögliche Verschiebung der Brackwasser-Regionen im Elbe-Aestuar.

verschiedene Ausdehnung der lebenden Individuen innerhalb der Brackwasserregionen.

Die mittlere Abstromgeschwindigkeit beträgt in der Flussmitte — in der die Plankton-Abdrift am stärksten ist — im Brackwasserbereich < 50 cm/sec. (Messung = 50 cm/sec. oberhalb Hamburgs: Laucht, 1956). Im Vergleich zu dem von Behning (1929) herausgestellten Minimalwert der Strömung, unter dem sich ein autochthones Flussplankton entwickeln kann (= 80 cm/sec.), ist diese mittlere Abstromgeschwindigkeit im Elbe-Aestuar durchaus für eine Planktonentwicklung in einzelnen Brackwasserregionen zeitlich genügend. Es muss allerdings bedacht werden, dass die tatsächliche Tideströmung vielfach Werte über 80 cm/sec. erreicht und damit für die Existenz von Plankton gefährlich wird.

Ein ähnlicher Transport ist im Aestuar auch aufwärts festzustellen und zwar über die Brackwasser-Grenze hinaus. So könen euryhaline Brackwasser-Plankter weit in die « Süsswasser » - Region übertragen werden. Hierbei wirken zwei Umstände zusammen:

1. ist die Möglichkeit dieses Auftransportes überhaupt dadurch gegeben, dass manche Plankter — es handelt sich dabei in erster Linie um Diatomeen — zeitweise am Boden sedimentieren, dann von der stärkeren Flut-Unterströmung wieder erfasst und weiter aufwärts verfrachtet werden;

2. ist in neuerer Zeit eine zunehmende anthropogene Versalzung der Oberelbe vorsich gegangen: es handelt sich hierbei um Kali-Abwässer, die aus der Kaliindustrie Mitteldeutschlands stammen. So weist die Elbe bei Hamburg einen Salzgehalt von 0.2 bis zeitweise ca 1 ‰ auf. Für manche halophile Planktonformen ist damit die Möglichkeit einer weiteren Einwanderung in das Elbe-Aestuar gegeben, ein Umstand, der bei den heutigen Untersuchungen sehr zu berücksichtigen ist.

Dieses versalzte Oberwasser tritt im Raum von Glückstadt in das Brackwasser des Aestuars ein. Die Salzgehaltsgrenze selbst ist hier also unscharf. Trotzdem sind wir in der Lage, die Obergrenze des marinen Brackwassers festzulegen: dieser Brackwasser-Salzanteil läuft hier zum Nullwert aus, ist also über eine Strecke geringer als der Salzanteil des Oberwassers; die Analysen ergeben, sofern marines Brackwasser beigemischt ist, ein tidegebundenens Salzgehaltspendeln, das beim Oberwasser fehlt.

2) Plankton-Lebensgemeinschaften.

Auf der Kenntnis dieses hydrographischen Bildes des Elbe-Aestuars aufbauend sollen nun die typischen Plankton- Lebensgemeinschaften dargestellt werden (1). Bei diesen Analysen muss im Auge behalten werden, dass das Vorkommen lebender Individuen einer Art noch nichts bündig über ihre Gedeihregion aussagt: das Gebiet der Vermehrung mag viel begrenzter sein als das der individuellen Verdriftung, der propagative Bereich also weiter als der vegetative.

a) Unterhalb von Cuxhaven ist bei mittlerem Salzgehalt — um 16 ‰ — eine typisch marin-neritische Plankton-Lebensgemeinschaft vorhanden: von Holoplanktern *Biddulphia-*, *Chaetoceros-*, *Rhizosolenia-* und *Ceratium-*Arten, an Rotatorien *Trichocerca marina* und *Synchaeta litoralis*, in grosser Zahl *Noctiluca miliaris*, ferner *Sagitta* und *Oikopleura*, an Hydromedusen vor allem

---

(1) Die Plankton-Angaben beziehen sich auf eine spezielle, in der Hydrobiologischen Abteilung des Zoologischen Institutes in Hamburg angefertigte, noch unveröffentlichte Untersuchung von cand. rer. nat. Helmut Schulz.

Nemopsis bachei, dann diverse Copepoden; ferner treten viele Meroplankter auf, vor allem Polychaeten- und Cirripedien-Larven.

b) In schwächerem Salzgehalt oberhalb Cuxhaven's (16 ⟶ 8 ‰) sind — neben vielen eingespülten Formen des marin-neritischen Bezirkes — autochthone Brackwasserformen festzustellen: *Chaetoceros subtilis*, *Keratella cruciata var. eichwaldi*. Ferner kommt es in dieser Region zu einer Massenentwicklung von *Coscinodiscus commutatus* (+ *Acartia*-Arten), d. h. also von marinen Formen, die gerade hier im zentralen Brackwassergebiet eine hohe Vermehrungsrate aufweisen.

c) Anschliessend stromaufwärts im Salzgehaltsbereich von 8 ⟶ 0.5 ‰, d. h. in der Regel zwischen Otterndorf und Glückstadt, tritt ein typisch oligohalines und autochthones Element auf: *Synchaeta bicornis* (+ *Coscinodiscus fluviatilis*, *Cyclotella striata*, *Stephanodiscus lucens*).

d) Aufwärts von dieser Brackwasser-Obergrenze, d. h. also im versalzten « Süsswasser » = 0.2-1.0 ‰ S, ist dann aber noch eine typische Lebensgemeinschaft entwickelt, die sicher als *hyphalmyrogen* aufzufassen ist, gekennzeichnet durch die Diatomee *Actinocyclus normanni* (1) und parallel den Copepoden *Eurytemora affinis* (2). Diese Lebensgemeinschaft ist in ihrer Verbreitung also zwar auf das Aestuar beschränkt, jedoch nur in dieser obersten, im wesentlichen jenseits des Brackwassergebietes liegenden Region. Während die Verbreitung stromabwärts unscharf ist (in der Elbe in abnehmender Individuenzahl z. T. über Cuxhaven hinaus), ist die Obergrenze deutlich: sie ist gegeben durch den Bereich, in welchem die Transportkraft des Flutstromes am Flussgrund nichtmehr für eine auch nur zeitweise Verfrachtung den Strom aufwärts ausreicht. Beide Formen sind auf einen Mindest-Salzgehalt angewiesen (in reinem Süsswasser fehlen sie völlig), der jedoch für die optimale Entwicklung so gering ist, dass das eigentliche Brackwassergebiet, also die Region > 0.5 ‰ S, bereits ausserhalb des Gedeihgebietes liegt, während die Obergrenze im Fluss rein mechanisch durch die Fluttransportkraft bestimmt wird. Das Meiden des eigentlichen Brackwassers dürfte keine eigentliche Salzscheu sein, sondern auf den Umstand zurückgehen, dass sich die hier vorhandenen und stromab sich verstärkenden Salzgehaltsschwankungen hindernd auswirken.

e) Noch weiter stromaufwärts ist nun aber eine weitere, auf dem anthropogenen Salzgehalt der Elbe basierende Formengruppe entwickelt: die Diatomeen *Thalassiosira fluviatilis und Bacillaria paradoxa.*

Die Gattung *Thalassiosira* ist in vielen Arten marin verbreitet, die *sp. fluviatilis* ist aber halobiont in limnischen Lebensräumen vertreten (Hustedt, 1957); *Bacillaria paradoxa* ist euryhalin vom marinen Brackwasser (z. B. Ostsee) bis in nur schwach-versalzte limnische Biotope verbreitet.

---

(1) Nach Hustedt (1957); früher als *Coscinodiscus rothi* var. *normanni* aufgefasst. Weiteres Vorkommen: Weser, Ems (s. Brockmann, 1929, Hustedt, 1957).

(2) s. Redeke (1933), Burckhardt (1935); weiteres Vorkommen: s. Pesta (1928).

Beide Arten sind im ganzen Elbeaestuar zumindest sporadisch vertreten. Sie haben keine Obergrenze durch den Tidenbereich, gehen also über den Aestuarbereich hinaus und sind im Elbstrom bis in den mitteldeutschen Raum festzustellen.

Ergänzend sei noch darauf hingewiesen, dass im « Süsswasser »-Bereich der Elbe haloxene Plankter (+ Bodendiatomeen) heute völlig fehlen; eigentlich sind alle auftretenden Formen zumindest als salztolerierend bis halophil zu bezeichnen.

3) Bewuchsgemeinschaften.

Die Bildung eines Bewuchses von Algen und sedentären Tieren im Aestuar ist von der Zufuhr planktischer Larven abhängig. Die Ausbildung typischer Lebensgemeinschaften steht so in enger Beziehung zum Strömungsregime und damit zu den hydrographischen Regionen des Aestuars. Unter Berücksichtigung der Sukzessionsfolge und sonstiger intrabiocoenotischer Faktoren der sich bildenden Bewuchsgemeinschaft haben wir gerade hier eine ideale Möglichkeit, die durchschnittlichen Bedingungen zu analysieren, welche die Verbreitung einer Reihe von Floren- und Faunenelementen bestimmen. Diese Möglichkeit wird noch dadurch begünstigt, dass Ansatzkörper für den Bewuchs in der Elbemündung zweimal jährlich als «tabula rasa» künstlich ausgelegt werden: die den Seefahrtsweg kennzeichnenden Tonnen (Bojen). Auf ihnen ist in ständigen Kontrollen die Neubildung des Bewuchses vom ersten Ausgangspunkt an zu verfolgen; beim Vergleich der Befunde können auch die Jahresunterschiede festgestellt werden.

Auf die Lebensgemeinschaft selbst soll in diesem Zusammenhang nicht näher eingegangen werden (vergl. Caspers, 1958). Hier steht die Frage im Vordergrund, ob typische Brackwasserarten auftreten und wieweit diese auf einzelne hydrographische Regionen zu beziehen sind.

Auf die Brackwasserzone allgemein beschränkt ist die Seepocke *Balanus improvisus*, die dicke Krusten bilden kann. Im Salzgehaltsgebiet über ca 15 ‰ ist die Art mit *B. crenatus* vermischt, letztere *species* scheidet aber im Strom oberhalb Cuxhaven's aus. Die obere Begrenzung von *B. improvisus* ist in den Jahren sehr unterschiedlich, gegeben durch die hydrographischen Verhältnisse während der planktischen Larvenphase: die ansatzreifen Cyprisstadien werden im Aestuar jeweils sehr unterschiedlich verdriftet, wobei die aktuelle Relation der Süss- und Seewasserführung des Stromes entscheidend ist. Zu Zeiten geringer Oberwasserführung werden die Balanidenlarven weit in das Aestuar gedrückt und kommen dann sogar auf Tonnen zur Ansiedlung, die jenseits der normalen Obergrenze des Brackwassers verankert sind. Wenigstens einige Exemplare wachsen heran, auch wenn das Brackwasser später diese Region nichtmehr erreicht. Die aktuelle hydrographische Situation während der Lar-

venphase ist also bestimmender als der spätere durchschnittliche Salzgehalt des Gebietes, gegenüber dessen Herabsetzung die adulten Formen sehr tolerant sind; es ist also ein « historischer Faktor », der hier das Verbreitungsbild der Balaniden bestimmt.

Ein weiteres Brackwasserelement im Tonnenbewuchs (und an geeigneten Stellen an sonstigen Stellen des Aestuars) ist der Amphipode *Gammarus salinus*, der eine besonders weite Euryhalinität aufweist: von den Aussengebieten der Elbe (um Feuerschiff Elbe 2) in das Aestuar hinein bis zum oligohalinen Bezirk; einzelne Exemplare dringen sogar über die Brackwasser-Obergrenze vor, treten also noch in der Höhe der Insel Pagensand auf. Eine ähnlich-weite Euryhalinität hat der Polychaet *Nereis succinea*.

Fast alle übrigen Formen des Bewuchses sind marine Einwanderer, die entsprechend ihrer z. T. überraschenden Euryhalinität bis in die oligohaline Region vordringen. Limnische Elemente respektieren die oberste Brackwassergrenze viel schärfer.

4) Bodenfauna der Watten und der Stromrinne.

Die bereits eingehend quantitativ bearbeitete Bodenfauna des Aestuars (Caspers, 1948, 1949, 1951, 1958) ist kaum durch wirklich echte Brackwasser-Arten typisiert. Ihr Anteil ist sicher bei der Mikrofauna höher (s. Ax, 1957).

In den an den Ufern entwickelten Wattenzonen enthält der mixo-mesohaline Bereich im wesentlichen eine Auslese mariner Elemente, vermehrt durch einige Tubificiden aus dem limnischen Lebensraum. Am ehesten ist noch die Schnecke *Assiminea grayana* als Brackwasserart zu bezeichnen: sie hat an den Elbufern ihre maximale Entwicklung im mixo-oligohalinen Gebiet bis zur obersten Brackwassergrenze und noch ein Stück darüber hinaus. - Die Bodenfauna der tieferen Stromgebiete besitzt fast ausschliesslich marine Elemente (Caspers, 1951), wobei in den mixo-mesohalinen Regionen einmal im Meer weit verbreitete Pionierarten auftreten, deren Larven in das Aestuar verdriftet wurden, zum anderen einige Formen, die bevorzugt in den Brackwasser-Regionen leben: von ihnen ist an erster Stelle der Amphipode *Gammarus zaddachi* zu nennen.

Gammarus zaddachi tritt im Tonnenbewuchs wenig auf, ist aber an geeigneten Stellen des Flussbettes massenhaft vertreten, wobei eine grosse Euryhalinität hervorzuheben ist: Vorkommen in *Mytilus*-Kolonien vor Cuxhaven, ferner im Hamburger Hafengebiet.

Ebenso dringt *Neomysis vulgaris* im Aestuar über die Brackwasserzone bis in den Raum Hamburgs vor.

Interessant ist das Eindringen der diversen Arten der Amphipoden-Gattung *Bathyporeia* in das Elbeaestuar (1):

---

(1) Nach unveröffentlichten Untersuchungen von cand. rer. nat. Schokuh Mowaghar, Hydrobiol. Abt. Hamburg.

Alle *Bathyporeia*-Arten sind im Meer verbreitet, *B. guilliamsoniana* ist nur im reinen Salzwasser des Vorelbegebietes vertreten, *B. sarsi* und *B. pelagica* nur im stärker brackigen Wasser bis Cuxhaven; *B. pilosa* dagegen besiedelt das Aestuar und ist in grosser Individuenzahl noch in der oligohalinen Zone (bis über Brunsbüttel hinaus) vertreten.

Haustorius arenarius tritt vom Elbe-Aussengebiet bis zur Ostemündung auf. Von Polychaeten ist als typisches Brackwasser-Element *Nereis succinea* zu nennen, eine Art, die ihre Existenzmöglichkeit bis fast an die oligohaline Grenze findet.

5) Schwankungen der Faunenverbreitung.

Bei der — hier in Auswahl für einige Formen — verzeichneten Verbreitung im Elbe-Aestuar muss berücksichtigt werden, dass die Ausdehnung der hydrographischen Zonen und damit der Lebensgemeinschaften in den Jahren sehr verschieden ist, wobei sich vor allem die schwankende Oberwasserführung des Stromes auswirkt; hinzu kommen Zufälligkeiten der Larvenverdriftung, die das spätere Besiedlungsbild beeinflussen. Die angegebenen Extremwerte der Artenverbreitung im Aestuar treffen für Jahre geringer Oberwasserführung der Elbe zu. Ist diese Wasserführung dagegen hoch, so können alle « normalerweise » über ca 55 km zwischen Cuxhaven und Glückstadt ausgedehnten mixo-meso-bis -oligohalinen Zonen auf die Hälfte zusammengedrängt sein; die Brackwasser-Obergrenze liegt dann bereits bei Brunsbüttel. Die Bodenfauna scheint auf diese Schwankungen geringer zu reagieren: ihre Formen müssen auf einen gewissen Durchschnittswert am Lebensort eingestellt sein. Das Plankton andererseits spiegelt im ganzen das Bild der aktuellen hydrographischen Situation. Am nachhaltigsten machen sich diese hydrographischen Schwankungen beim Tonnenbewuchs geltend: die hier siedelnden Arten sind ihrem Ort verhaftet, ihr Vorkommen geht jedoch auf den während der Larvenzeit aktuellen hydrographischen Zustand zurück. Kommen neue Larvenschübe bei geänderter hydrographischer Situation, so wird dieses Bild dann korrigiert, wobei es oft noch möglich ist, diese Entwicklung an der Bewuchszusammensetzung zu erkennen oder bei den Kontrollen des sich bildenden Bewuchses an den neu ausgelegten Tonnen direkt zu beobachten.

III - Anwendung der Brackwasser-Nomenklatur (Venedig-System) im Elbe-Aestuar.

Wie im Einleitungskapitel hervorgehoben, sind fast alle bisherigen Einteilungsversuche der Brackwasser-Regionen aufgrund der Verhältnisse in stationären Gebieten erfolgt. Die Schilderung der hydrographischen Verhältnisse in einem Aestuar und der Reaktion der verschiedenen Faunentypen sollte zeigen, wie ausserordentlich instabil die Verhältnisse in solchen Flussmündungsbezirken sind: gerade die Poikilohalinität (E. Dahl, 1956) ist hier der ökologisch wesentliche Faktor (s. auch Petit & Schachter, 1951). Die Lebens-

bedingungen für das Plankton, die Bewuchsorganismen und die Bodentiere sind danach sehr verschieden; ihr Auftreten in bestimmten Regionen bedarf entsprechend einer differenzierten Deutung.

SEGERSTRÅLE (1958 a, b) hat die historische Entwicklung der Klassifikationsversuche der Brackwasser-Regionen dargestellt. Bei dem Symposium 1958 in Venedig ist eine Einigung über eine einheitliche Nomenklatur getroffen worden (hier kurz « Venedig-System » genannt). Diese soll im folgenden am Spezialfall des Elbeaestuars demonstriert und diskutiert werden.

1) Herkunft des Brackwassers.

Es ist gerade im Aestuar deutlich, dass das Brackwasser hydrographisch und biologisch vom Meer her gebildet und bestimmt wird: Es ist ein mariner, mixohaliner Grenzlebensraum, der etwas völlig anderes darstellt als die Salzgewässer im limnischen Bereich (Gegensatz zur Auffassung von MÖLDER, 1943). Es wären hiernach zu scheiden:

a) Thalassogener Bereich:
Ozeane, Randmeere, stationäre Brackwassergebiete, Aestuare, hypersaline Küstengewässer.

b) Limnogener Bereich:
Süsswasser-Biotope, Salzquellen und Salinen.

2) Gesamtbereich des Brackwassers.

Das Brackwasser umfasst im Aestuar alle Salzgehaltsstufen zwischen dem Meer und dem Süsswasser. Es gibt hier keine ökologisch scharf geschiedenen Brackwasserzonen (wie sie in stationären Brackwassergebieten auftreten können (s. z. B. REDEKE, 1922). Wie an Beispielen gezeigt wurde, ist im Aestuar das Verhalten der einzelnen Lebenselemente sehr verschieden; letzlich ist der jeweilige Lebensort einer Art das Resultat innerer Gegebenheiten (Eury- bzw. Stenohalinität und allgemein Eury- oder Stenökie) und der aktuellen oder historischen Kombination der hydrographischen Aussenfaktoren.

3) Grenzen des Brackwassers.

Der Umfang des Brackwassers reicht hydrographisch von dem gegenüber dem marinen Bezirk gesenkten Salzgehalt bis zu 0‰ Anteil marinen Salzes, also ⟶ 0‰ S' (nach der hydrographischen Nomenklatur: S' = Anteil des marinen Salzes gegenüber S = Gesamtsalzgehalt; LUCHT, 1953).

Dieser Punkt bedarf einer näheren Ausführung: das Brackwasser wird durch die Verdünnung des Meereswassers gebildet; die komplexe Zusammensetzung des marinen Salzes ist für die Existenz der Arten Lebensvoraussetzung. Der Salzgehalt wird zwar nach dem Cl-Ionenanteil berechnet, die meist einsei-

tige Versalzung limnischer Gewässer darf damit aber nicht zu einem Vergleich mit dem Brackwasser der marinen Grenzbezirke führen. Hydrographisch ist man in der Lage, den marinen vom versalzten limnischen Wasserkörper zu trennen. Für die Elbe wurden diese Dinge dargestellt (s. oben). Es soll also betont werden, dass der Anteil des marinen Salzes (S') in der Brackwasserzone gegen Null verläuft und in der Elbe also im obersten Bereich dieser Zone geringer ist als der Salzgehalt des daran anstossenden, anthropogen versalzten « Süsswassers ». Die biologische Auswirkung dieser hydrographischen Gegebenheiten sind im Aestuar genau zu konstatieren.

In der Salzgehalts-Klassifikation des Venedig-Systems ist die Grenze der mixo-oligohalinen Zone zum limnischen Bereich bei 0.5‰ Salzgehalt angesetzt worden, was für die Praxis von Wert ist, vor allem im Hinblick auf die Cl' -Bestimmung der Salinität. In der Regel ist damit die Abgrenzung von Brack- und Süsswasser ausreichend genau wiederzugeben. Im Aestuar ist es aber — vor allem zur Erklärung der Planktonverteilung — von Wert, die exakte Grenze S' des marinen Salzanteils zu bestimmen.

Die Grenze des Brackwassers zum marinen Bezirk hin ist im Elbeaestuar anzugeben zwischen der mixo-polyhalinen Zone und dem euhalinen Bereich, wobei die Grenze um 32‰ liegt. Mixo-euhaline Verhältnisse treffen wir hier nicht an.

4) Unterteilung des Brackwassers.

Die hydrographische Unterteilung des Brackwassers im Aestuar ist der Versuch einer Einteilung in einem Kontinuum. Sie ist vorzunehmen auf Grund unserer bisherigen Kenntnis bevorzugter Stufen der Organismenverbreitung, vor allem in stationären Brackwassergebieten; eine gewisse Konvention spielt mit.

Das Venedig-System teilt den mixohalinen Bereich in

mixo-polyhaline Zone	=	± 30 - ± 18 ‰	Salzgehalt
mixo-mesohaline Zone	=	± 18 - ± 5 ‰	»
mixo-oligohaline Zone	=	± 5 - ± 0.5 ‰	»

Nach den Erfahrungen in der Ostsee können die mesohaline und oligohaline Zone in einen α - und β - Bereich unterteilt werden (± 18 - ± 10 - ± 5 ‰ und ± 5 - ± 3 - ± 0.5 ‰ S).

Die mixo-polyhaline Zone im Aussengebiet der Elbe weist die für diese Zone allgemein typische Abnahme der Artenzahl mariner Organismen auf, wobei es sich im wesentlichen um euryhaline Elemente handelt, die ganz oder zeitweise in diesem Gebiet herabgesetzten Salzgehaltes leben. Es ist also eine Zone, die durch den *Artenschwund* gekennzeichnet ist, ohne dass andererseits positive Elemente auftreten, d. h. solche, die im wesentlichen auf diese Zone beschränkt sind. Hydrographisch handelt es sich um einen marinen Grenzbezirk, der kontinuierlich einerseits zum euhalinen, also unvermischten Mee-

resgebiet, andererseits zum stärker ausgesüssten Bereich der mixo-mesohalinen Stufe übergeht. Dieser Übergang wird im Aestuar durch die Tidebewegungen besonders verwischt; die poikilohaline Struktur des Aestuar-Lebensraumes kommt hier besonders zum Ausdruck.

Die mixo-mesohaline Zone liegt im Elbeaestuar im engeren Stromschlauch. Sie ist biologisch klar herauszuarbeiten. Der Bereich zwischen 18 und 5 ‰ Salzgehalt ist gut in einen α -und β -mesohalinen Bezirk zu scheiden, zumindest im Hinblick auf eine Beschreibung des bevorzugten Vorkommens bestimmter Arten, wobei im Stromlauf der Unterelbe auch eine regionale Zuschreibung möglich ist. Immer muss aber auch hier auf die weiträumigen Schwankungsmöglichkeiten hingewiesen werden, durch die das Wasser an einem Ort und in einer Tide zwischen der oligohalinen und der polyhalinen Stufe wechseln kann (Abb. 2).

Die mixo-oligohaline Zone ist im Elbeaestuar in ihrer Besiedlung durchaus als Grenzbereich dem Brackwasser zuzuordnen. Sie ist durch thalassogene Arten typisiert. Die eingebrachten Elemente der limnischen Lebewelt scheiden hier sehr schnell aus, ein « limnisch-brackiges Mischgebiet » (Remane, 1940), wie es in stationären Brackwassergebieten vorkommt, ist im Aestuar nicht nachzuweisen. Es muss dagegen herausgestellt werden, dass im Aestuar diese Stufe der geringsten marinen Salzbeimischung biologisch einen *marinen* Lebensraum darstellt, der in seinem ganzen Lebensumfang als thalassogen aufzufassen ist.

Andererseits treten bei einigen Elementen der thalassogenen Flora und Fauna Grenzüberschreitungen in Richtung auf den angrenzenden Süsswasserbereich ein. Die anthropogene Versalzung des Elbelaufes dürfte hierfür fördernd sein, sicher spielen aber weiter komplizierte hydrographische Faktoren des Transportes von Wasserteilchen den Strom aufwärts eine Rolle, so dass das Verbreitungsbild mancher Formen das Resultat hydrographischer und hydrochemischer Faktoren ist in Kombination mit dem Umfang der Euryhalinität der Individuen. Hierfür sind jedoch nur einige Arten anzugeben, und im ganzen stellt die Grenze der mixo-oligohalinen Zone zum Süsswasser, also zu dem nicht durch Meerwasser beeinflussten Strombereich, auch eine scharfe biologische Grenze dar, die also von den meisten Brackwasserelementen nicht überschritten wird: gerade die Grenze der marinen Salzbeimischung (S'; s. oben) wirkt sich deutlich aus, sie ist biologisch im Aestuar also realer als die terminologisch festgelegte untere Brackwassergrenze = 0.5 ‰ S.

ZUSAMMENFASSUNG

Aestuare stellen instabile Brackwasserzonen dar, die durch jahreszeitliche und unperiodisch-langjährige Variationen der Salzgehaltsverteilung geprägt sind. Der Umfang dieser Schwankungen ist für die biologische Struktur entscheidend. Plankton und Bodenfauna reagieren dabei verschieden: das Plankton spiegelt die jeweiligen hydrographischen Verhältnisse, die Bodenfauna dagegen muss die möglichen Salzgehalts-Schwankungen des Wohnortes ertragen können. Damit sind typische Brackwasserformen weit eher bei Planktern als bei Bodentieren zu erwarten. Im Elbe-Aestuar ist die Vermischung von Süss- und Meerwasser auf eine weite Strecke — von ca 30 ‰ im Übergang zur offenen Nordsee und ca 0.5 ‰ bei Glückstadt — vorhanden. Die anthropogene Versalzung der oberen Elbe wirkt sich biologisch aus. Im Brackwasserbereich ist bei ca 2 ‰ S eine Trübungszone vorhanden, welche biologisch ein Minimumgebiet darstellt. — Es werden die auftretenden Plankton-Lebensgemeinschaften, die Biocönosen des Bewuchses und die Bodenfauna der Watten und der Stromrinne in den einzelnen Aestuar-Abschnitten dargestellt. Zum Abschluss wird die Anwendung der Brackwasser-Nomenklatur des « Venice System » auf die Aestuar-Verhältnisse geprüft.

RIASSUNTO

Classificazione delle zone salmastre nell'estuario dell'Elba

Gli estuari rappresentano zone instabili di acque salmastre soggette a variazioni stagionali e pluriannuali non periodiche del tenore salino. L'ampiezza di tali oscillazioni è decisiva per la struttura biologica. Plancton e fauna bentonica vi reagiscono diversamente: il plancton rispecchia le condizioni idrografiche occasionali, la fauna bentonica invece deve poter sopportare le possibili oscillazioni saline del luogo. Perciò sono da aspettarsi tipiche forme salmastre più facilmente fra i planctonti che fra gli animali bentonici. Nell'estuario dell'Elba il mescolamento di acqua dolce e di acqua marina si manifesta per un lungo tratto, da circa 30 ‰ al passaggio al mare aperto a circa 0,5 ‰ presso Glückstadt. L'insalamento antropogeno dell'Elba superiore si esplica con una azione biologica. Nel tratto salmastro è presente una zona d'intorbidamento a circa 2 ‰ di salinità, che rappresenta dal punto di vista biologico un territorio di minimo. Vengono rappresentate le comunità planctoniche, le biocenosi di rivestimento e la fauna bentonica dei bassi fondi e del filo della corrente nei singoli tratti dell'estuario. Infine viene provata l'applicazione della nomenclatura per le acque salmastre del « sistema di Venezia » alle condizioni dell'estuario.

LITERATUR

AX, P. 1957. Die Einwanderung mariner Elemente der Mikrofauna in das limnische Mesopsammal der Elbe. Verh. dtsch. zool. Ges. Hamburg 1956.

BEHNING, A. 1929. Über das Plankton der Wolga. Atti Congr. int. Limnol. teor. appl. Roma 1927

BROCKMANN, Ch. 1929. Das Brackwasser der Flussmündungen als Heimat und Vernichter des Lebens. Natur. u. Mus., Frankf. a. M.

CASPERS, H. 1948. Ökologische Untersuchungen über die Wattentierwelt im Elbe-Aestuar. Verh. dtsch. Zoologen Kiel.

CASPERS, H. 1949. Die tierische Lebensgemeinschaft in einem Röhricht der Unterelbe. Verh. Ver. naturw. Heimatforsch. Hamb. *30.*

CASPERS, H. 1951. Bodengreiferuntersuchungen über die Tierwelt der Unterelbe und im Vormündungsgebiet der Nordsee. Verh. dtsch. Zool. Ges. Wilhelmshaven.

CASPERS, H. 1953. Biologische Untersuchungen über die Lebensräume der Unterelbe und des Vormündungsgebietes der Nordsee. Mitt. Geol. Staatsinst. Hamb. *23.*

CASPERS, H. 1958. Biologie der Brackwasserzonen im Elbeästuar. Verh. int. Ver. Limnol. *13.*

DAHL, E. 1948. On the smaller Arthropoda of marine algae, especially in the polyhaline waters of the Swedish west coast. Unders. Öresund, Lund *35.*

DAHL, E. 1956. Ecological salinity boundaries in poikilohaline waters. Oikos *7.*

D'ANCONA, U. 1954. Fishing and fish culture in brackish-water lagoons. F.A.O. Fish. Bull. *7,* 4.

HEDGPETH, J. W. 1951. The classification of estuarine and brackish waters and the hydrographic climate. Rep. Comm. Treat. mar. Ecol. Paleoecol. *11.*

HENSEN, W. 1953. Das Eindringen von Salzwasser in die Gezeitenflüsse und ihre Nebenflüsse, in Seekanäle und in Häfen. Mitt. Hannoversche Versuchanst. f. Grundbau u. Wasserbau, Franzius-Inst. Techn. Hochsch. Hannover H. 3.

HUSTEDT, Fr. 1953. Die Systematik der Diatomeen in ihren Beziehungen zur Geologie und Ökologie nebst einer Revision des Halobien-Systems. Svensk. bot. Tidschr. *47,* 4.

HUSTEDT, Fr. 1957. Die Diatomeenflora des Flussystems der Weser im Gebiet der Hansestadt Bremen. Abh. Naturw. Ver. Bremen *34,* 3.

LAUCHT, H. 1956. Zustand und Entwicklungsmöglichkeiten des Hamburger Stromspaltungsgebietes der Elbe. Mitt. Hannoversche Versuchanst. f. Grundbau u. Wasserbau, Franzius-Inst. Techn. Hochsch. Hannover H. 9.

LUCHT, F. 1953. Hydrographische Untersuchungen der Brackwasserzone der Elbe. Dtsch. Hydrogr. Z. *6.*

MÖLDER, K. 1944. Studien über die Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in der Pojo-Bucht. Ann. bot. Soc. zool. bot. fenn. Vanamo *18,* 2.

PETIT, G. 1954. Introduction à l' étude écologique des étangs méditerranéens. Vie et Milieu *4,* 4.

PETIT, G. & D. SCHACHTER 1951. Le problème des eaux saumâtres. Ann. biol. *27,* 7.

POSTMA, H. & K. KALLE 1955. Die Entstehung von Trübungszonen im Unterlauf der Flüsse, speziell im Hinblick auf die Verhältnisse in der Unterelbe. Dtsch. Hydrogr. Z. *8,* 4.

REDEKE, H. C. 1922. Zur Biologie der niederländischen Brackwassertypen. Bijdr. Dierk. Amsterdam, *22.*

REDEKE, H. C. 1933. Über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. Verh. int. Ver. Limnol. *6,* 1.

REMANE, A. 1934. Die Brackwasserfauna. Verh. dtsch. zool. Ges. Greifswald.

REMANE, A. 1940. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In: Grimpe & Wagler, Tierwelt N.-u. Ostsee *1.* ,

ROCHFORD, D. J. 1951. Studies in Australian estuarine hydrology I. Introductory and comparative features. Austr. J. Mar. Freshw. Res. *2.*

ROCHFORD, D. J. 1958. Classification of Australian estuarine systems. Un. int. Sci. biol., sér. B (Colloq.) *35.*

SEGERSTRÅLE, Sv. G. 1958. A quarter century of brackishwater research. Verh. int. Ver. Limnol. *13.*

SEGERSTRÅLE, Sv. G. 1958 b. Brackishwater classification. A historical survey. Un. int. Sci. biol., sér. B (Colloq.) *35.*

SPENCER, R. 1956. Studies in Australian estuarine hydrology II. The Swan River. Austr. J. Mar. Freshw. Res. *7.*

THIENEMANN, A. 1950. Verbreitungsgeschichte der Süsswassertierwelt Europas (Versuch einer historischen Tiergeographie der europäischen Binnengewässer). Stuttg., Verl. E. Schweizerbart. (« Die Binnengewässer », Bd. XVIII).

D. J. Rochford

Division of Fisheries & Oceanography, C.S.I.R.O., Cronulla, Sydney, Australia

CLASSIFICATION OF AUSTRALIAN ESTUARINE SYSTEMS

Contents

1. Introduction.

In Australia a diversity of estuarine systems is to be found. In Queensland a combination of high tropical summer rainfall (1250-2500 mm per annum) and tidal range (7-10 m) has developed a special type of estuarine system. In N.S.W., Victoria and Tasmania a predominantly winter rainfall (750-1250 mm per annum) and moderate tidal range (2-3 m) have led to the formation of another type of system.

In South-West Australia near absence of tides and concentration of discharge into flood conditions for several months of spring, produces yet another type of system.

The estuarine hydrological studies of this Laboratory between 1940 and 1955 concentrated on the comparative hydrological effects of these different climatic and tidal factors. Efforts were made to develop a classification system based upon hydrological properties which could be applied to them all.

In New South Wales considerable difference in the suitability of parts of various estuarine systems for oyster spawning and fattening, was considered to be due to hydrological factors and the classification system was intended to fit in with this and other biological phenomena.

The definition of the various terms and fuller explanations of their development are to be found in an earlier paper (Rochford 1951).

2. Data required.

a) Meteorological. - To determine the freshwater discharge into the estuarine system, it is necessary to have records of river discharge or rainfall and runoff at representative stations. As Rochford (1951) indicated the average hydrological zonation of estuarine systems can be determined

with the minimum of field observations if a longterm average discharge figure is available. However in many Australian systems such data are not available.

b) Morphometric. - In order to calculate the volume of water within the various hydrological zones or within each depth segment (Section 3 b), accurate morphometric data are necessary. In many cases in Australia these data are not available and the study must form part of the hydrological programme.

c) Hydrological. - A month by month analysis of the mouth to freshwater source distribution of hydrological properties for a period of up to five years, may be necessary to determine zonal features.

Such sampling should include sufficient vertical properties to ascertain degrees of stratification, release of nutrients for bottom muds, and lateral dispersion of flood and ebb waters, as well as longitudinal gradients.

Sufficient sampling throughout tidal periods should be carried out to determine the magnitude of the tidal range of hydrological properties. Bottom sediments should be analyzed for properties and distribution during drought and immediately following floods, to assess their chemical and zonal stability. Some studies of faunal and floral distribution should be carried out.

d) Tidal and Circulatory - Measurements of the tidal range and velocities should be made at representative stations throughout the system, during flood, drought and equilibrium conditions.

3. THE METHOD OF CLASSIFICATION.

a) General Description. - Figure 1 shows the structural features and relationship of properties in an idealized east Australian Estuarine System, upon which the classification was based.

In such a system four zones, marine, tidal, gradient and freshwater, can be distinguished on the basis of hydrological, circulation, sediment and biological properties. The hydrological properties used were chlorinity, temperature, dissolved Oxygen, pH and inorganic nutrients. It was impossible to use absolute values of any of these properties except as annual means for comparative purposes either within or between systems. Their long-term average distribution or their short-term tidal range was found most suitable. The tidal range of these properties varies from zero in the freshwater and near-zero in the marine to a maximum in the gradient. (See ROCHFORD (1951), pages 64-66 for example).

The highest nitrate values were always found in the freshwater zone and this property often provided evidence of freshwater movement when chlorinity was not sufficiently definite.

CHARACTERISTICS OF AN IDEALISED AUSTRALIAN ESTUARINE SYSTEM

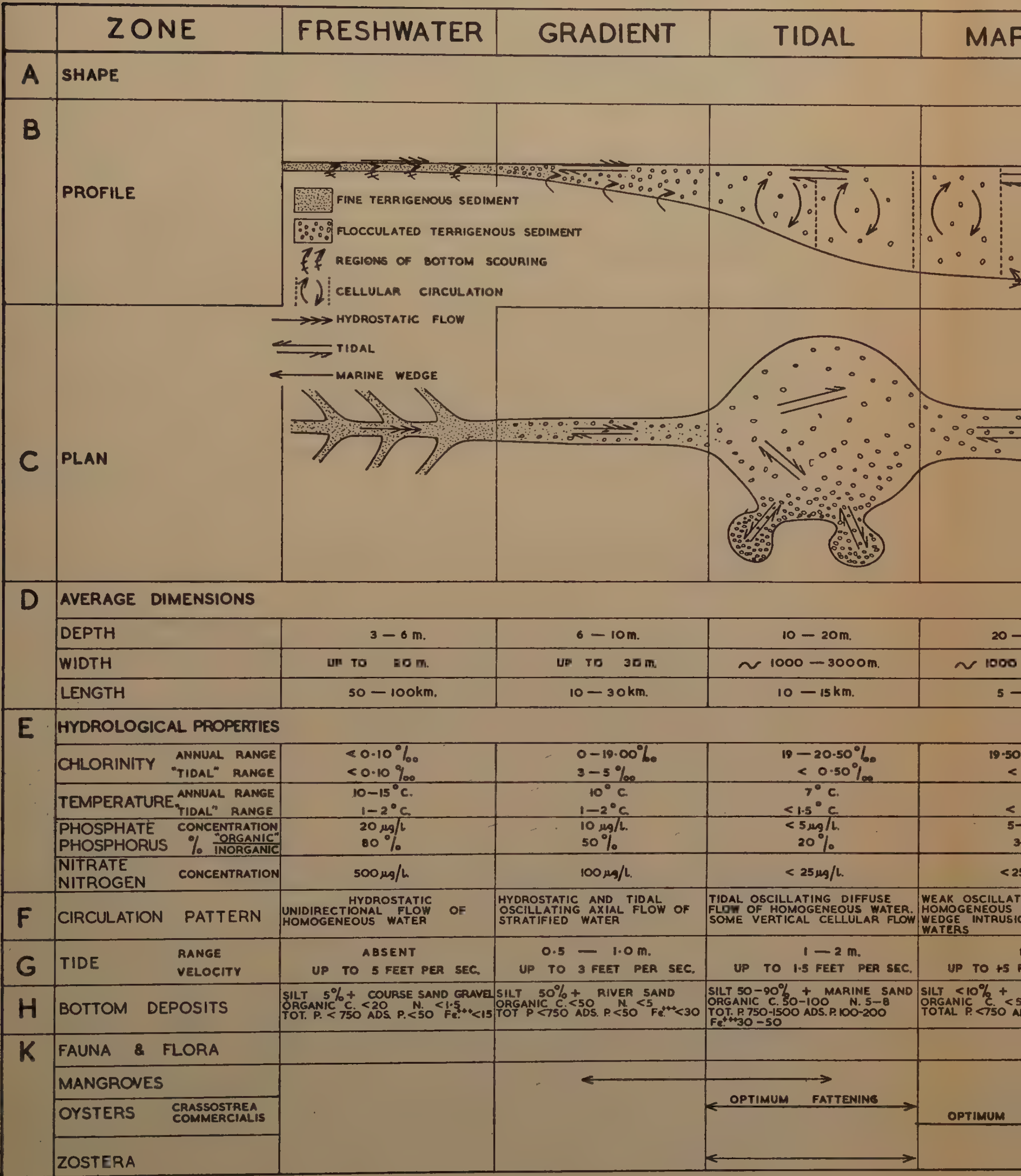


Fig. 1. - Diagram showing the values and ranges of properties within each of the four zones of an Australian estua

In the freshwater region of the system, only a small part of the total phosphorus was generally present as inorganic phosphates. In the marine zone, however, the greater part of the total phosphorus consisted of the inorganic form. The average ratio of these two forms of phosphorus lay between these limits in the other estuarine zones. It was possible therefore to use the level of nitrates and the ratio of inorganic to total phosphorus as corroborative evidence of persistent freshwater or marine domination.

The greater part of the sediment of an estuarine system is of terrigenous origin. During flood discharge when terrigenous sediment is being transported seaward flocculation occurs when the chlorinity rises above about 1-2 ‰. However sedimentation occurs only when the turbulence diminishes below a critical value.

In the main channels of depth less than 5 m this value is generally exceeded. It is only in the sheltered bays and other regions of depth exceeding 5 m that accumulation of this flocculated terrigenous sediment can occur.

The newly deposited sediment contains nutrients derived from its source and from adsorption during its seaward movement. These nutrients provide a suitable substrate for microbiological activity and the organic content of these sediments increases. From such processes the typical estuarine silt is formed. This silt is generally found only in the tidal zone (Fig. 1) of an estuarine system. Even within this zone, however, the maximum concentration of this silt occurs only in sheltered bays and inlets, where turbulent scoring is minimal.

The chemical and size composition of these sediments is the result of climatic and hydrological processes of long duration and is therefore resistant to the effects of short-term changes in the properties of the overlying waters. Despite big seasonal changes in the quantitative distribution of these sediments, it was found that the chemical properties of the « silt » fraction of these sediments varied with the hydrological zones (Fig. 1). The average distribution of this « silt » fraction was used to verify or correct the zonal interpretation of the hydrological data.

In the shallow bays of the tidal zone, where large stretches of mud flats along the foreshores are periodically exposed and covered by tides, an almost continual release of phosphates is caused by anaerobic and aerobic bacterial reduction and oxidation and by photosynthetic utilization (Baas Becking and Mackay 1956).

However in the deep regions greater than 5 m, release of phosphates seems to occur only during periods of vertical stratification when the oxygen content of the bottom water in contact with the mud surface drops very quickly to almost zero. During such stratification the phosphate release is nearly proportional to the degree of deoxygenation. Subsequently the phosphates released and trapped in these bottom waters are transported throughout the system when vertical homogeneity is restored. Estuarine systems with such deep

basins are able to release for surface utilization, phosphates which have accumulated in the bottom sediments. The best known example of this in Australia is the Swan River Basin which has been extensively studied by SPENCER (1956).

In East Australia the amount of phosphate released per ml of oxygen decrease has been found to be a near linear function of depth (ROCHFORD (1951) page 89).

It is important therefore in any system of estuarine classification to include a morphometric description of the proportion of shallow (< 5 m) to deep segments and to determine the relationship between phosphate release, oxygen decrease and the degree of stratification.

b) Application. - In east Australia monthly hydrological sampling was carried out at surface and bottom depths along the length of the estuarine systems at stations 2-5 miles apart. This sampling was carried out for a sufficient number of years for the calculation of the distribution of properties at the « equilibrium » (ROCHFORD 1951) discharge level.

For each system also the diurnal tidal range of properties at selected positions within the various chlorinity regions was measured, and from the mean distribution and degree of tidal change of these properties the boundaries of the various estuarine zones were established. The bottom sediments were sampled and analyzed during the same period and the distribution of their properties in relation to hydrological zones examined. Generally both the water and sediment properties were in zonal agreement, but sometimes some change in the position of the zones had to be made to satisfy both sets of evidence.

The volumes of water contained within each of these estuarine zones at midtide and « equilibrium » river discharge were then calculated. Based upon the relative volumes of these zones, the system was classified as marine, tidal, gradient or freshwater in character.

4. DISCUSSION AND CONCLUSION.

The classification of estuarine systems was reviewed by HEDGPETH (1953) who came to the conclusion that « the difficulties of comparing diverse environments on the basis of terminology, even when it consists of descriptive phrases of the type proposed by ROCHFORD, are apparent. The salinity spectrum terminology is open to the same objection ». Hedgpeth apparently at that time favoured the climagraph method of plotting monthly mean salinity against temperature as the best descriptive analysis of the complex estuarine environment.

From a world point of view, temperature limits the meridional spread of warm and cold conditioned organisms. Within each estuarine system however temperature is much less important than salinity, botton sediments and circulation in controlling the distribution of marine and freshwater species. Therefore ROCHFORD's (1951) terminology cannot be applied to estuarine systems outside

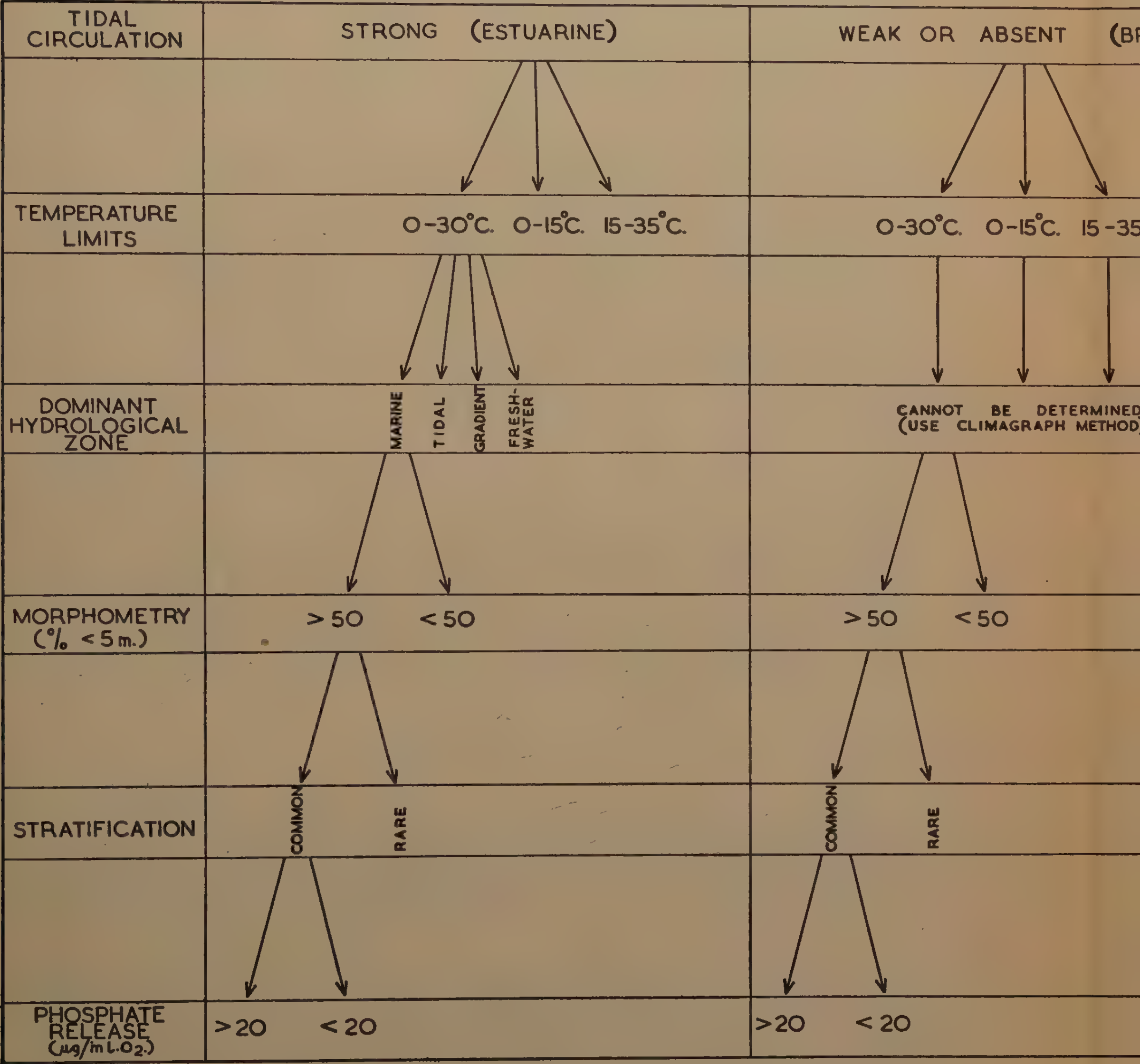


Fig. 2. - Diagram of a suggested system of estuarine and brackish water classification.

Australia, unless a preliminary separation according to temperature limits is made.

Figure 2 summarizes a scheme of classification in terms of temperature, hydrology, morphometry, stratification and phosphate enrichment from bottom sediments. The numbers given in this figure are somewhat arbitrarily chosen from Australian data and would need further consideration before being accepted universally. This classification can only be applied in part to brackish water or weak tidal circulated estuaries. No attempt has been made to develop a suitable terminology for the various groupings. This classification has one obvious weakness. It utilizes average conditions whereas it is perhaps the range of variation of the total estuarine environment that must be considered. However, in Australia at least, there seems to be reasonable agreement between the classification of estuaries, based upon average conditions and the distribution of oysters, *Zostera* and mangroves. It has not been possible to compare the general faunal and floral characteristics throughout Australia with this classification. It must be concluded therefore that the Australian method of estuarine classification has been developed upon physical and chemical concepts alone, and has not yet been subjected to ecological examination. It is the comparative study of the estuarine fauna and flora which will prove how correct such a system of classification is and to what extent it can be applied.

Recently however Gillham (1957) examined the vegetation of the Exe Estuary in England in relation to salinity distribution and found the upstream zonation of the marginal communities controlled by salinity and the mobility of the substrate. The *Zostera* community was found to be confined to the stable high salinity region of the estuary and could correspond to the tidal zone of Rochford's (1951) classification, where *Zostera* is found in Australia.

SUMMARY

This paper indicates the meteorological, morphometric, hydrological and circulatory data required for the estuarine classification system which has been applied in Australia. Some practical details of the applicaton of this system and its use in general estuarine classification outside of Australia are discussed.

RIASSUNTO

Classificazione dei sistemi australiani di estuari

Questo lavoro elenca i dati meteorologici, morfometrici, idrologici e circolatori richiesti per il sistema di classificazione degli estuari che è stato applicato in Australia. Sono inoltre discussi alcuni dettagli pratici d'applicazione di questo sistema ed il suo uso nella classificazione generale degli estuari fuori dell'Australia.

REFERENCES

(a) Published Papers

BAAS BECKING, L. and MACKAY, M. 1956. Biological processes in the estuarine environment. V. The role of *Enteromorpha.* Proc. kon. ned. Akad. v. Wetensch. *59,* 109-123.

GILLHAM, Mary E. 1957. Vegetation of the Exe Estuary in relation to water salinity. J. Ecol. *45,* 735-756

HEDGPETH, J. W. 1953. The classification of estuarine and brackish water and the hydrographic climate. Int. Rep. Scripps Instn Oceanogr.

ROCHFORD, D. J. 1951. Studies in Australian estuarine hydrology. I. Introductory and comparative features. Aust. J. Mar. Freshw. Res. *2,* 1-116.

SPENCER, R. 1956. Studies in Australian estuarine hydrology. II. The Swan River. Aust. J. Mar. Freshw. Res. *7,* 193-253.

(b) Published Sources of Australian Estuarine Data

C.S.I.R.O. Oceanographical Station Lists. Vols 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 21, 26, 29, 32.

DISCUSSION

HEDGPETH:

Mr. ROCHFORD's statement that «temperature is much less important than salinity» must apply to Australian estuaries in particular, since temperature is of paramount importance in governing the spawning of organisms. This is especially true of the oyster, which is one of the organisms for which ROCHFORD's system was designed. As he points out, the use of average values is a limitation, and it is possible to have similar annual average temperatures with radically different monthly means throughout the year. We find considerable differences in temperatures in estuaries in the USA, and these to some extent control the abundance of oyster and whether or not there will be a good spawning.

It seems to me that ROCHFORD has not so much classified estuaries as the regions of estuaries, and we might be able to use the salinity spectrum terms in a general way in reference to these regions, especially since they do not require the elaborate series of data that ROCHFORD's system calls for. The matter of estuary classification is difficult because of the complex interrelations between salinity and temperature. In some shallow highly saline estuaries there may be summer die off due to high temperatures more than to salinity, and repopulation by larval swarms during cooler periods.

I should like to mention the American scheme of estuary classification used by some hydrographers (but not generally accepted by biologists). This is a tripartite division:

Normal (or positive) estuary. With fresh water inflow.
Neutral estuary. No fresh water inflow (marine embayment).
Inverse (or negative) estuary. Hypersaline lagoon.

Caspers:

Die Beziehung zwischen Salzgehalt und Temperatur ist gut an der Besiedlung der Kanäle in Venedig zu demonstrieren (nach eigenen Untersuchungen 1954): starke Entwicklung mariner Bodentiere im Winter-Frühjahr; diese sterben dann infolge zu hoher Temperatur und Sauerstoffmangel im Sommer ab, so dass viele Kanäle dann für mehrere Monate azoisch sind.

Macan

asked how many estuaries had been studied in the same detail as the Elbe. On receiving the answer none, he suggested that the matter of classification was difficult.

Wolfgang Schmitz
Freudenthal

ZUR FRAGE DER KLASSIFIKATION DER BINNENLÄNDISCHEN BRACKWÄSSER

Inhaltsverzeichnis

Will man den Versuch machen, die binnenländischen Brackwässer in eine Klassifikation der marinen Brackwässer einzubeziehen, so setzt dies voraus, dass beide Gruppen von Brackwässern überhaupt vergleichbar sind. Die Definition Redekes (1935), « Brackwasser ist ein Gemisch von Süsswasser und Meerwasser s. str. », würde die küstenfernen dem Seewasser gegenüber hypotonischen Salzgewässer von einer Zuordnung zum Brackwasser ausschliessen. Wie im folgenden noch zu zeigen ist, erscheint es jedoch zweckmässiger, sämtliche Gewässer, deren Salzkonzentration zwischen der des reinen Meerwassers und des reinen Süsswassers liegt, als Brackwässer zu bezeichnen.

Als wichtigste Begründung dafür kann die Tatsache gelten, dass die Besiedlung beider Typen von Brackwässern in mancher Richtung eine bezeichnende Ähnlichkeit aufweist, was wiederum darauf zurückzuführen ist, dass für viele Organismen in beiderlei Medien die gleichen oder sehr ähnliche ökologische und physiologische Grundbedingungen für ihre Existenz gegeben sind. Schliesslich kommt auch noch hinzu, dass es binnenländische, nicht mit dem Ozean kommunizierende Brackwasser - « Meere » gibt, bei denen man es gewohnt ist, sie mit marinen zu vergleichen. Von den grossen Binnenmeeren, wie dem Kaspimeer oder dem Aralmeer, die in ihrem relativen Ionengehalt vom Meerwasser bereits merklich abweichen, ist es kein sehr weiter Schritt mehr bis

zu den zahlreichen kleineren salzhaltigen Wasseransammlungen des Binnenlandes. Wenn diese untereinander auch recht beträchtliche Unterschiede in Morphologie und Physiographie zeigen mögen, so sind andererseits auch die Verhältnisse in den marinen Brackwässern von einer grossen Mannigfaltigkeit.

I. - Die physiographischen Verhältnisse in binnenländischen Brackwässern im Vergleich zu den marinen Brackwässern.

Überblickt man die binnenländischen Brackwässer, so findet man, dass sie viele physiographischen Charakteristika mit den marinen Brackwässern gemeinsam haben.

Erstens ist es der Gesamtsalzgehalt, der beide Typen von Brackwässern überhaupt erst vergleichbar macht. Er liegt nach der Definition der Brackwässer zwischen der Salzkonzentration des Meerwassers und des Süsswassers.



Abb. 1. - Salzgehaltszonen der Ostsee (Oberflächenwasser).

Eine genaue Abgrenzung nach oben sowie nach unten ist ebenso wie beim marinen Brackwasser schwierig, und diese Frage kann daher hier zunächst zurückgestellt werden.

Ein zweites hydrographisches Charakteristikum vieler marinen Brackwässer ist die Salzgehaltsschichtung, die sich infolge der Dichteunterschiede von Salzwasser und Süsswasser häufig einstellt und wobei es zur Ausbildung einer oder mehrerer salzgehaltsbedingten stabilen Sprungschichten kommt. Da

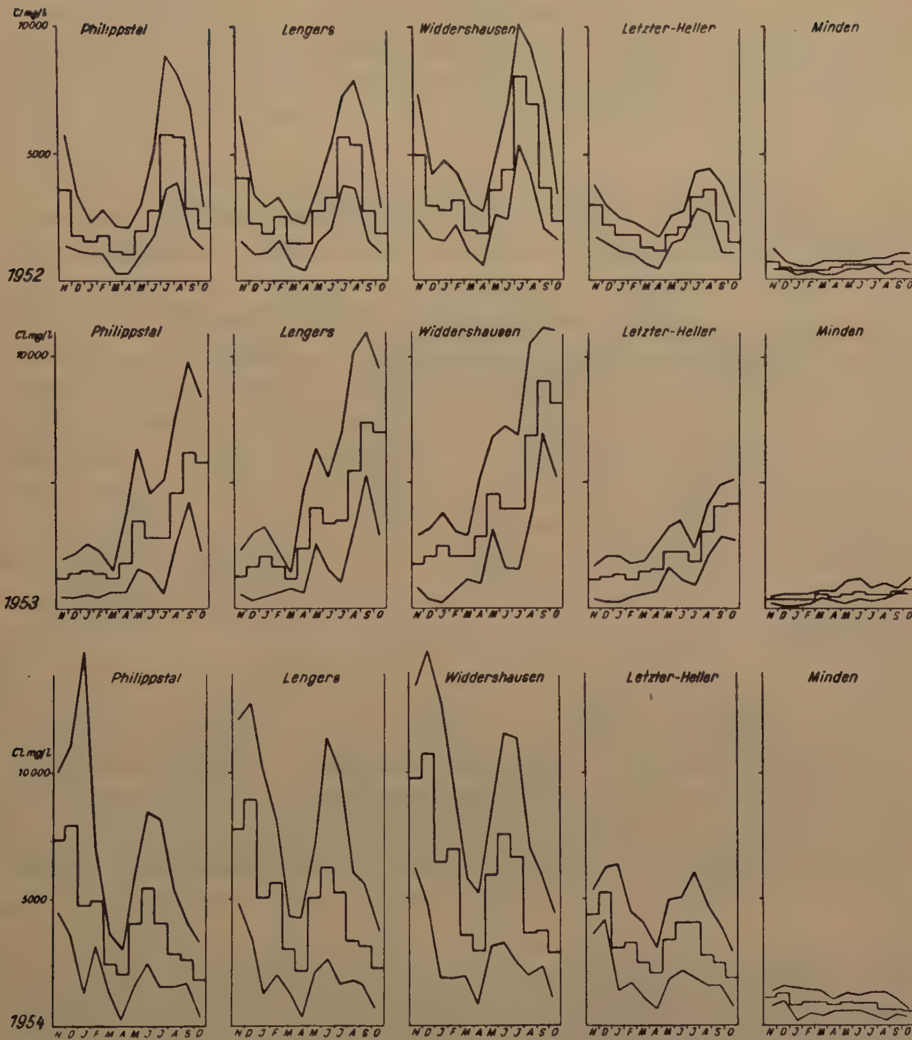


Abb. 2. - Salzgehalte der Werra und Weser nach Schmitz 1956.

hierdurch eine Vollzirkulation vielfach unterbunden wird, besteht die Möglichkeit, dass in der Tiefe solcher Gewässer Sauerstoffschwund eintritt und sich durch anaeroben Abbau ein schwefelwasserstoffhaltiges Milieu bildet.

Bezeichnender Weise finden sich solche Verhältnisse gerade in den Binnenländischen Brackwassermeeren wie dem Kaspimeer oder dort, wo die Austauschmöglichkeiten mit dem ozeanischen Wasser nur sehr gering sind, wie im Schwarzen Meer. In Binnenseen sind solche bekanntlich als meromik-

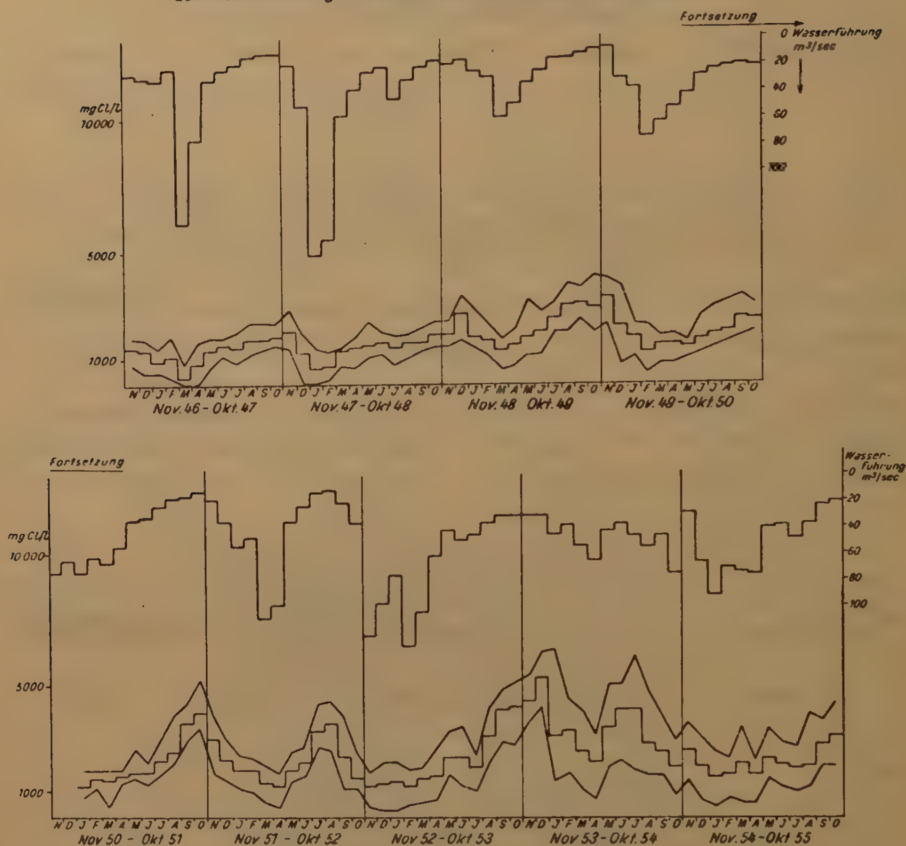


ABB. 3. - Salzgehaltsschwankungen in der unteren Werra nach SCHMITZ 1956.

tisch bezeichneten Zustände keine Seltenheit. Dabei kann schon eine verhältnismässig geringfügige Zunahme des Salzgehaltes des Tiefenwassers zur Ausbildung einer stabilen Chemokline führen. Zum Beispiel reichte in dem von RUTTNER (1937) untersuchten Traunsee, in welchen Endlaugen der Solvaywerke eingeleitet werden, ein Konzentrationszunahme des Tiefenwassers um 95 mg/l, d. h. von 46% gegenüber dem Ausgangszustand hin, um eine Vollzirkulation zu unterbinden. Die Dichteunterschiede zwischen Monimolimnion und Mixolimnion in solchen Seen liegen in der Grössenordnung von 10^{-4} und 10^{-5} g/ml.

Naturgemäss sind Salzgewässer des Binnenlandes nur dann meromiktisch, wenn die Vorbedingungen für die Ausbildung einer solchen Salzschichtung gegeben sind und wenn andererseits das Gewässer eine gewisse Tiefe und nicht allzu stark windexponierte Lage aufweist. Sehr viele binnenländische Brack-

wässer sind daher holomiktisch. Den Extremfall der vollständigen Durchmischung stellen dabei die versalzenen Fliessgewässer dar. Aber auch in den marinen Brackwässern ist ein Salzgehaltsschichtung, vor allem eine ständige, nicht überall vorhanden. Besonders unbeständig ist die Schichtung in der Übergangsgebieten der brackigen Meeresgebiete zum Ozean sowie im Übergangsgebiet zwischen marinem Brackwasser und Süsswasser in den Flussmündungen.

Ein weiteres Kennzeichen der marinen Brackwässer ist es, dass auch horizontale Unterschiede im Salzgehalt auftreten. Hierbei handelt es sich in erster Linie um eine kontinuierliche Veränderung des Salzgehaltes, die sich häufig in einer bestimmten Vorzugsrichtung vollzieht. Auf diese Weise kommt es zur Ausbildung von Zonen verschiedenen Salzgehaltes, wie sie uns aus der Ostsee z. B. geläufig sind (Abb. 1). Für solche Verhältnisse, die durch den wechselseitigen Zustrom von salzhaltigem und Süsswasser hervorgerufen werden, gibt es in den binnenländischen Brackwässern ebenfalls zahlreiche Beispiele, von denen hier die Salzgehaltsverhältnisse in der Werra und Weser angeführt seien (Abb. 2).

Ein viertes gemeinsames Kennzeichen der marinen und binnenländischen Brackwässer ist es, dass wenigstens in bestimmten Zonen ein mitunter beträchtlicher Wechsel der Salzkonzentrationen eintreten kann, der durch die Verschiedenheiten im Zustrom von Süss- und Salzwasser bedingt ist und wegen des Einflusses der Niederschlags- und Verdunstungsgrösse sowie der Windstärke und -richtung weitgehend witterungs- und klimaabhängig ist. Gerade aus diesem Grund ist es ja auch schwer, bestimmte Besiedlungszonen des Brackwassers durch scharf umrissene Grenzen des Salzgehaltes zu charakterisieren. Auf diese Tatsache hat für die binnenländischen Brackwässer schon Kolbe (1927) hingewiesen, der bei der Untersuchung der Kieselalgen des Sperenberger Salzgebietes drei ökologische Abschnitte unterscheidet und diese nach dem Salzgehalt folgendermassen kennzeichnet:

Abschnitt 1	17-20 ‰ S
Abschnitt 2	ca. 4,5 ‰ S
Abschnitt 3	1,3-4,5 ‰ S

Als weiteres Beispiel für diese Verhältnisse seien die jahreszeitlichen Schwankungen der Salzgehalte des Werrawassers angeführt, bei denen eine deutliche Abhängigkeit der Salzkonzentration von der Wasserführung des Flusses zu bemerken ist (Abb. 3). Das Ausmass dieser Schwankungen lassen auch die Häufigkeitsverteilungs-Diagramme für die absoluten Konzentrationen der einzelnen Ionen im Werrawasser erkennen, die durch ein Jahr lang durchgeführte ständige Kontrollen der Konzentrations-Schwankungen im Werrawasser ermittelt wurden (Abb. 4).

Der Haupteinwand, der gegen eine gemeinsame Klassifikation der bin-

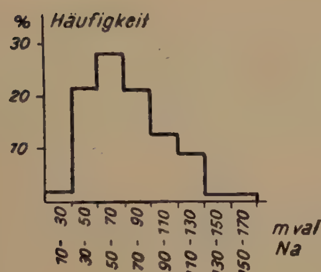
nenländischen und marinen Brackwasser erhoben werden könnte, liegt in den Unterschieden des relativen Anteils einzelner Ionen am Gesamtsalzgehalt begründet. Verschiedenheiten dieser Art haben ihre Ursachen darin, dass binnenländische Brackwässer — im übrigen auch marine — auf sehr verschiedene Weise entstehen können. Die Entstehungsmöglichkeiten für Brackwasser ganz allgemein finden sich in dem folgenden Schema zusammengestellt (Abb. 5).

Die Entstehung des Brackwassers aus Süsswasser durch Zufuhr von Meerwasser kann sich naturgemäss nur im Küstenbereich vollziehen. Jedoch ist es dabei nicht notwendig, dass Meerwasser und Süsswasser in ständig offener Verbindung stehen. Vielmehr sind Fälle bekannt, z. B. der Hemmelsdorfer See bei Lübeck, wo der marine Wassereinbruch Jahrzehnte zurückliegt (GRIESEL 1920, 1935). Andererseits braucht auch in Fällen, wo Süsswasser dem Meerwasser zuströmt und auf diese Weise Brackwasser gebildet wird, keine Verbindung zum ozeanischen Meerwasser zu bestehen, sondern es ist durchaus möglich, dass es sich wie beim Kaspimeer oder beim Aralmeer um jetzt ganz binnenländische Reste eines ehemals grösseren Meeresgebietes handelt. Der vollständigen Aussüssung solcher Becken wirkt die in diesen Gegenden meist erhebliche Verdunstung entgegen.

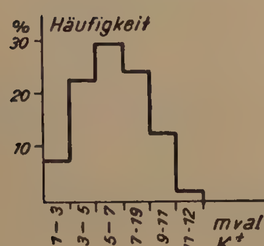
Bekanntlich weist das Meerwasser eine nahezu konstante relative Zusammensetzung an einzelnen Ionen auf. Beim Zufluss von elektrolytarmem Süsswasser bleibt dem Brackwasser das Ionenverhältnis des Meerwassers erhalten. Nach WITTICH (1940) besteht daher im Bereich der norwegischen Küste Proportionalität zwischen Salzgehalt und Alkalinität bzw. Kalziumgehalt des Brackwassers. Im Brackwasser der südlichen Ostsee, wo das zufliessende Süsswasser mehr oder weniger hart ist, ist diese Relation bereits im Mesohalinikum beträchtlich verändert, indem der Kalziumgehalt vom normalen Anteil im Meerwasser relativ zwischen + 5-15 % abweichen kann. Im Bereich des α-Mesohalinikums und Oligohalinikums der Flussmündungen kann der relative Kalziumanteil um mehr als 1000 % gegenüber dem Meerwasser ansteigen. Entsprechendes gilt natürlich auch von der Konzentration des Hydrogenkarbonats.

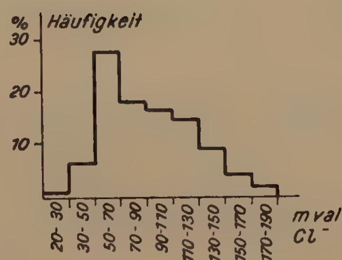
Erhebliche Abweichungen in der relativen Ionenzusammensetzung vom Meerwasser liegen auch in den grossen binnenländischen Brackwassermeeren vor. Aus der folgenden Tabelle 1 (KNIPOWITSCH 1938) kann man ersehen, dass z. B. das Brackwasser des Schwarzen Meeres einen gegenüber dem Meerwasser um 77 % erhöhten relativen KCl-Gehalt aufweist. Im Kaspimeer und im Aralmeer beträgt der relative Anteil des Magnesiumsulfates das Dreieinhalb- bis Vierfache gegenüber dem relativen Anteil des Meerwassers.

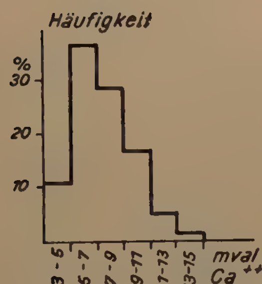
Darüber hinaus ist der relative Anteil des Kalziumsulfates im Kaspimeer um nahezu das Doppelte und im Aralmeer über das Dreifache hinaus angestiegen. Entsprechend ist der Anteil des Natriumchlorids in diesen Meeren wesentlich geringer als im ozeanischen Wasser. Wir sehen also, dass man auch in Gewässern, die man längst übereingekommen ist, als Brackwässer zu bezeichnen, sehr unterschiedliche Relativionenkonzentrationen antreffen kann.

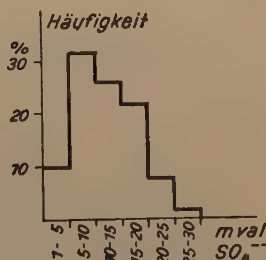


Häufigkeitsverteilung der Absolutkonzentrationen im Werrawasser Dezember 1953 - Oktober 1954.
(ca 230 Proben)











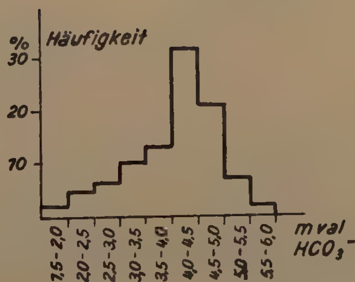


Abb. 4. - Ionengehalt im Wasser der unteren Werra und sein Schwankungsbereich nach Schmitz 1956.

TABELLE 1

RELATIVE SALZGEHALTE IM MEERWASSER (in %) NACH KNIPOWITSCH 1938

	$CaSO_4$	$MgSO_4$	KCl	NaCl	$MgCl_2$	$CaCO_3$	S ‰
Ozean	3,94	6,40	1,69	78,32	9,44	0,21	34,30
Kaspimeer	6,92	23,58	1,21	62,15	4,54	1,24	12,86
Schwarzes Meer . .	2,58	7,11	2,99	77,72	9,07	1,59	18,6
Aralmeer	12,91	25,80	1,87	56,72	1,36	0,93	11,28

Diese Abweichungen können noch grösser werden, wenn der Anteil des Meerwassers bei der Ausbildung eines Brackwassers noch geringer wird, bzw. überhaupt nicht mehr vorhanden ist, wie dies im Binnenland sehr häufig der Fall ist. Es gibt zwei Möglichkeiten der Verbrackung von Süsswasser, ohne dass dieses mit Meerwasser in Berührung kommt. Das Süsswasser kann Salze aus Ablagerungen früherer geologischer Epochen aufnehmen, bzw. auch aus salz-

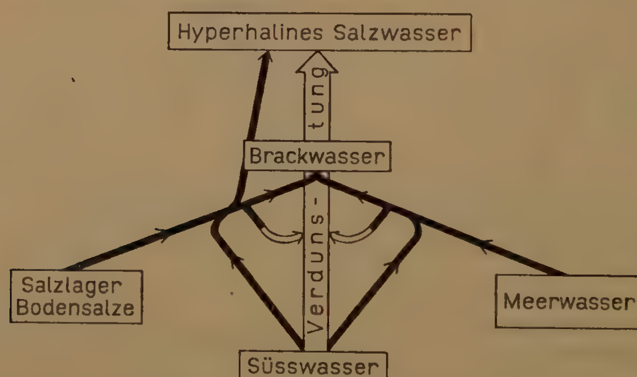


ABB. 5. - Schema der Entstehungsmöglichkeiten von Brackwasser.

haltigen Böden auslaugen. Ausserdem besteht die Möglichkeit, dass sich die Salzkonzentration des Süsswassers durch Verdunstung erhöht. Vielfach wirken auch beide Faktoren zusammen (Vgl. Abb. 5).

Gerade aus diesem Grunde lässt sich in den meisten Fällen bei der Eindunstung eines Wasserbeckens nicht entscheiden, welche relativen Konzentrationsveränderungen sich durch Eindunstung des Süsswassers allein ergeben würden. In zwei untersuchten Fällen kann man nach HUTCHINSON (1957) damit rechnen, die grosse Linie dieses Prozesses zu erfassen, nämlich für die Seen im

Lahontanbecken im westlichen Nordamerika (CLARKE 1924) und im Gebirge, das die Tibetanische Hochfläche im Westen begrenzt (HUTCHINSON 1937). Die beiden Abbildungen 6 und 7 zeigen im Dreiecks-Koordinatensystem, im welchen Masse sich die Anionenrelation mit zunehmender Eindunstung des Wassers verändert. Es zeigt sich, dass mit zunehmender Konzentration eine Tendenz zur Abnahme des Karbonatgehaltes zu verzeichnen ist, da die Karbonate alsbald als Kalziumkarbonat, dem unlöslichsten Bestandteil, ausgefällt werden. Das Wasser geht in einen Sulfato-Typ über. Wird schliesslich das Löslichkeitsprodukt vom Gips ($CaSO_4 . 2\,H_2O$) überschritten, so sinkt der relative Sulfatanteil, und das Wasser nähert sich dem Natrium-Magnesiumchlorid-Typ. Bleibt nach der Ausfällung des Kalziumkarbonats noch ein merklicher Restbetrag an Karbonat zurück, so kann das Wasser bei weiterer Eindunstung ein Natriumkarbonat-Gewässer werden.

Infolge der unterschiedlichen Löslichkeitsprodukte der verschiedenen Kombinationen von Ionen aus dem Meerwasser oder aus Brackwässern weisen die

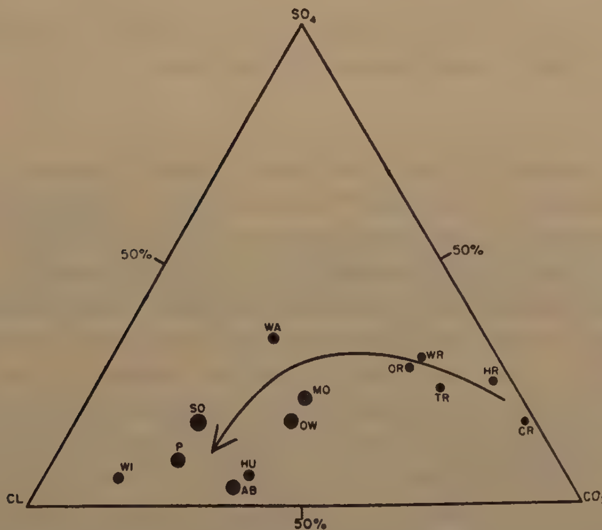


ABB. 6. - Anionenzusammensetzung von Flüssen und Seen im Lahontan Becken und in abflusslosen Becken im Nordwesten der U.S.A. Chewaukan River (CR) Zufluss des Albert Lake (AB), Humbolt River (HR) Zufluss des Humboldt Lake (HU), Truckee River (TR) Zufluss zum Pyramid Lake (P), Walker River (WR) Zufluss des Walker Lake (WA), Owens River (OR) Zufluss des Owens Lake (OW), Mono Lake (MO), Big Soda Lake (SO), Winnemucca Lake (WI).

Lesart: Der prozentuale Anteil jedes einzelnen Anions am Gesamtanionengehalt ergibt sich aus dem kürzesten Abstand jedes Punktes zur Dreiecksseite, die dem jeweiligen Ionensymbol gegenüberliegt (gemessen an der Senkrechten auf die Seite durch den Punkt). Der Durchmesser der Kreise ist proportional dem Logarithmus der Salinität (nach HUTCHINSON 1957).

TABELLE 2

RELATIVE IONENKONZENTRATIONEN IN VERSCHIEDENEN MEEREN UND BINNENLÄNDISCHEN SALZGEWÄSSERN (IN VAL %)

	Ozean	Kaspi	Aralm	Balk.	Werra	Redb. L.	Jord.	Blj.L	Salzb
S ‰	34,3	12,9	11,3	18,6	8,5	12,9	7,7	3,6	5,5
Na	38,69	31,95	28,27	23,35	33,75	12,0	18,11	37,70	36,23
K	0,84	0,41	0,61	2,96	2,75	0,85	1,14	2,62	0,17
Ca	1,74	3,96	7,60	1,67	3,70	0,56	10,67	0,53	12,5
Mg	8,68	13,78	13,68	19,54	9,9	12,3	4,88	0,63	1,1
Cl	45,16	34,62	29,17	19,78	43,3	1,1	41,47	13,85	38,5
SO_4	4,68	14,37	19,76	18,57	4,6	70,5	7,22	5,67	11,15
CO_3/HCO_3 . . .	0,20	0,83	0,91	14,13	2,25	2,58	13,11	38,68	0,35

Ozean, Kaspimeer, Aralmeer, Balkaschsee, Werra, Redberry Lake (Saskatchewan), Jordan, Bluejoint Lake (Oregon), Salzbach b. Witzenhausen.

marinen Salzablagerunge nicht die gemischte Zusammensetzung des Meersalzes auf. Es sind vielmehr verschiedene Salzbestandteile in getrennter Schichtfolge abgelagert. Werden solche Salzablagerungen später wieder von Süsswasser ausgelaugt, so nimmt das Süsswasser daher nicht einen Salzgehalt von der relativen Zusammensetzung des Meerwassers an, sondern sein Ionengehalt richtet sich ganz nach der speziellen Natur der aufgelösten Salzablagerungen. In der obigen Tabelle 2 sind dafür einige Beispiele gebracht. Man kann solche Wässer nach den vorherrschenden Anionen als Karbonat-, Sulfat- und Chloridwässer bezeichnen; jedoch treten in der Natur alle möglichen Mischungen und Übergänge zwischen diesen Typen auf. Hinzu kommt ferner noch, dass in vielen Industrieländern Salze in die Gewässer gelangen, indem Ablagerungen aus mehr oder weniger grossen Tiefen erschlossen werden und diesen durch industrielle Aufbereitung Bestandteile entnommen werden, sodass nur wirtschaftlich nicht mehr nutzbare Reste davon in die Gewässer gelangen. Wir haben es also bei den binnenländischen Brackwässern mit einer schwer zu überschauenden und zu klassifizierenden Mannigfaltigkeit verschiedener Relativionenkonzentrationen zu tun. Der Unterschied zu den Abweichungen der Relativionenkonzentration vom ozeanischen Typus ist gegenüber den marinen Brackwässern (unter Einschluss solcher wie des Kaspimeeres und des Aralmeeres) jedoch kein prinzipieller, sondern vielmehr nur ein gradueller.

Aus dem Schema der Entstehung der Brackwässer (Abb. 5) lässt sich auch leicht ablesen, dass die Salzanreicherung im Süsswasser, sei es durch Verdun-

stung, sei es durch Lösen abgelagerter Salze über das Zwischenstadium des Brackwassers oder auch unmittelbar zu euhalinen, bzw. noch öfter zu hyperhalinen Konzentrationen führen kann. Auch Mischungen von solchen hyperhalinen salinären Wässern mit Süsswasser können wieder Brackwasserverhältnisse ergeben.

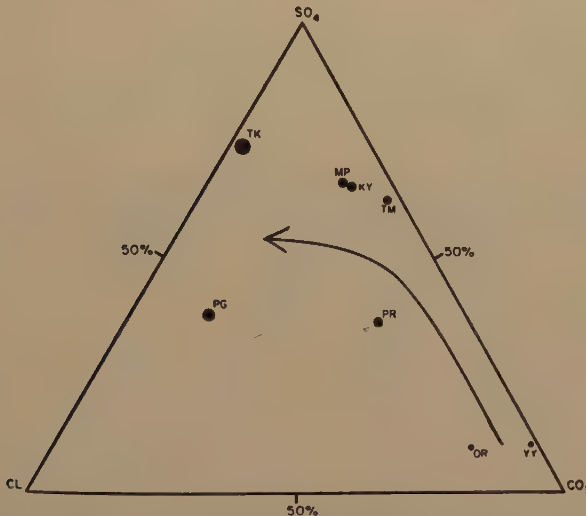


ABB. 7. - Anionenzusammensetzung durchströmter und abflussloser Seen in Indisch Tibet (Ladakh und Rupshu).
Yaye Tso (YY), Ororotse Tso (OR), Tso Moriri (TM), Pangur Tso (PR), Khyagar Tso (KY), Mitpal Tso (MP), Pang-gong Tso (PG), Tso Kar (TK) (nach HUTCHINSON 1957). Lesart: wie Abb. 6.

II. - Die biologischen Verhältnisse in binnenländischen Brackwässern im Vergleich zu den marinen Brackwässern (*).

Die Klassifikation der Brackwässer lehnt sich nicht so sehr an bestimmte Salzgehaltsgrenzen an, die ja bekanntlich nicht scharf ausgeprägt sind, sondern stützt sich immer auf die Besiedlungsverhältnisse. Es kann daher nur auf Grund der Besiedlungsverhältnisse entschieden werden, ob die binnenländischen Brackwässer in eine marine Brackwasserklassifikation einbezogen werden können. Zur Beuerteilung dieser Frage kann man auf die Ergebnisse einer Reihe von Arbeiten zurückgreifen; dazu können eigene Untersuchungsergebnisse aus der Werra, einem Brackwasserfluss Mitteldeutschlands, herangezogen werden.

(*) Stark gekürzt vorgetragen.

Die Bewohner des Brackwassers setzen sich einerseits aus limnischen Arten, andererseits aus marinen Arten zusammen, die einen genügenden Grad an Euryhalinie aufweisen, auf Grund dessen sie im Brackwasser existieren und vorkommen können. Ausserdem wird das Brackwasser von genuinen Brackwasserorganismen (VÄLIKANGAS) besiedelt, deren Vorkommen auf das Brackwasser beschränkt ist, bzw. die höchstens vereinzelt im Meer oder im Süsswasser anzutreffen sind. Einen weiteren Anteil an der Brackwasserbesiedlung nehmen vollständig euryhaline Organismen teils limnischer, teils mariner Herkunft. Die Stenohalinie der meisten Süsswasser- und Meeresorganismen hat die allgemein bekannte Erscheinung des Artenminimums im Brackwasser zur Folge.

Es ist daher verständlich, dass auch die Süsswasserorganismen des Binnenlandes, sobald dieses verbrackt wird, eine erhebliche Abnahme erfahren. Soweit die Arten jedoch mehr oder weniger euryhalin sind, vermögen sie in der Regel ins binnenländische Brackwasser in demselben Masse einzudringen, wie ihnen das im marinen Bereich gelingt.

Bei diesen euryhalinen Organismen handelt es sich entweder um haloxene Formen, die ihre Hauptverbreitung im Süsswasser besitzen, in geringer Individuenzahl aber auch im Brackwasser vorkommen können: oder aber es sind halophile Formen, die zwar auch im Süsswasser vorkommen, in salzhaltigem Wasser jedoch eine Tendenz zu höherer Abundanz, teilweise sogar zu Massenentwicklung zeigen. Schliesslich fällt hierunter ein Teil der halobionten Arten, die in Menge und regelmässig nur in versalzenem Wasser auftreten, im Süsswasser höchstens vereinzelt und versprengt. Es sind dies entweder holeuryhaline Limnobien, die dann häufig auch die extremen Salzwasserstandorte, wo es an anderen Konkurrenten mangelt, in hoher Individuendichte besiedeln. Zum grossen Teil sind es aber auch spezifische Salzwasserarten oder -gattungen sonst rein limnischer Familien, die unter Brack- und Salzwasserbedingungen phylogenetisch zur Entwicklung gekommen sind. Auch sie sind grossenteils euryhalin, wenngleich sie auch Brack- und Salzwasserstandorte eindeutig bevorzugen.

1. *Süsswasserorganismen im binnenländischen und marinen Brackwasser.*

Von den Protozoen sind die Testacea nahezu vollständig auf das Süsswasser beschränkt. Unter den von HOOGENRAAD und DE GROOT (1940) aufgezählten 119 niederländischen Thekamöbenarten kommen nur 6 Arten auch im Brackwasser vor. Aus den binnenländischen Brackwässern liegen keine genauen Angaben über Testaceen vor. Doch scheinen sie, wie die Zooplanktonuntersuchungen von SABANEEFF (1956) im Wesergebiet zeigen, hier keine grössere Rolle zu spielen. Im Plankton der versalzenen Werra ist die Individuendichte der Testaceen (*Arcella* spec.) gegenüber der Fulda und der Weser vergleichsweise ausserordentlich gering.

Über andere Protozoengruppen lässt sich kaum Vergleichendes hinsichtlich der Besiedlung mariner und binnenländischer Brackwässer durch limnische Arten sagen. Nach KAHL (1933) verschwinden die limnischen Ciliaten im marinen Brackwasser über 3 ‰ S. Wie PRECHT (1935) zeigen konnte, leben auf Gammarus im Brackwasser andere epizoische Ciliaten als im Süsswasser, dasselbe gibt auch THIENEMANN (1925) für die Gammariden aus dem Oldesloer Salzwasser an.

Die Mehrzahl der Süsswasser-Porifera und -Cnidaria ist rein limnisch. Von zwei Arten, dem Schwamm *Ephydatia fluviatilis* und dem Polypen *Pelmatohydra oligactis* ist bekannt, dass sie auch im marinen Brackwasser vorkommen (GRESENS 1928, PALMHERT 1933, SEIFERT 1938, SEGERSTRÅLE 1956, THRAMS 1939). *Ephydatia fluviatilis* und *Pelmatohydra oligactis* wurden vereinzelt im Binnenland in der versalzenen Wipper nachgewiesen (HIRSCH 1918), bis zu welchem Salzgehalt ist nicht genau ersichtlich. Auch vom Mansfelder See führt COLDITZ (1914) *Ephydatia fluviatilis* an.

Die Euryhalinie ist bei den Turbellarien von Art zu Art recht unterschiedlich. Die rheophilen Arten der Fliessgewässer wie *Planaria gonocephala*, *P. alpina*, *Polycelis cornuta* sind auf das reine Süsswasser beschränkt. Die Arten fehlen auch zum Beispiel im versalzenen Abschnitt der Werra. *Planaria gonocephala* trat im schwach versalzenen Abschnitt der Wipper (0,5-1,7 ‰ S) noch auf. *Planaria lugubris* ist stärker euryhalin. Die Art wurde sowohl aus der Ostsee bei 4 ‰ S (SEIFERT 1938) als auch aus etwas stärker versalzenen Abschnitten der Wipper gemeldet. Auch *Dendrocoelum lacteum* ist aus marinem (SEIFERT 1938, SEGERSTÅRLE 1947, PURASJOKI 1956) und aus binnnenländischem Brackwasser (Wipper 0,5-3 ‰ S; Oldesloe 5,5-5,8 ‰ S) als ziemlich euryhalin bekannt.

Sehr ausgeprägt ist die Euryhalinie von Süsswasser-Rotatorien. Die grösste Zahl der pelagischen Süsswasser-Rotatorien kommt noch im oligohalinen Bereich der Brackwassermeere vor, verschiedene Arten sogar noch im mesohalinen Bereich (REMANE 1950). Dem entspricht auch das Auftreten von limnischen Arten im binnenländischen Brackwasser wie in Oldesloe (HAUER 1925) oder in Westfalen (SCHMIDT 1913) oder im Zooplankton der Werra (SABANEEFF 1956). Im Ostseeplankton spielen die Süsswasserarten *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, und *Brachyonus angularis* eine merkliche Rolle. *Filinia longiseta* fand sich ausserdem z. B. im salzhaltigen Tschalkarsee nördlich des Kaspimeeres (BEHNING 1928), in Salzseen der Kirgisensteppe (BEHNING 1926) und im Kaspimeer (BEHNING 1937). *Keratella cochlearis* und *K. quadrata* traten in den Oldesloer Binnenbrackwässern (HAUER 1925), im Mansfelder See (COLDITZ 1914) und in Kirgisischen Steppenseen (BEHNING 1926) auf, *K. cochlearis* ausserdem im Aralmeer (KARSINKIN 1924), *K. quadrata* z. B. auch in der mesohalinen Brackwasserzone der Werra. *Brachyonus angularis* fand sich ebenfalls im Mansfelder See, im Aralmeer, im Tschalkarsee, in Kirgisischen Steppenseen und in der Werra. *Notholca acuminata* wurde in

Westfalen, in Oldesloe, im Mansfelder See, im Tschalkarsee, in Kirgisischen Steppenseen sowie dem Aralmeer gefunden.

Weitere Arten, die regelmässig im Ostseeplankton auftreten, bevorzugen auch sonst Brack- und Salzwasser und wurden von einigen Autoren auch als halobiont bezeichnet. Sie müssen aber wohl als holeuryhaline Limnobien betrachtet werden. Es sind dies *Brachyonus plicatilis*, *Pedalia oxyure* und *Notholca striata*, von denen *Brachyonus plicatilis* in Westfalen bei Konzentrationen bis zu 50 ‰ S gefunden wurde, ausserdem in Oldesloe, im Tschalkarsee, in Seen der Kirgisensteppe und im Kaspimeer. *Pedalia oxyure* wird für Oldesloe (bis 3,2 ‰ S), für das Kaspimeer (BEHNING 1937), für südamerikanisches Brackwasser, für binnenländische Salzwässer in Nordamerika, in Ägypten, in der Kirgisensteppe und für das Asowsche Meer (HAUER 1925) angegeben. *Notholca striata* ist ausser aus dem Süsswasser, der Ostsee und den Nordseeküsten im Binnenlande aus Westfalen (— 9,5 ‰ S), Oldesloe (— 18,7 ‰ S), Salzwässern der Kirgisensteppe (BEHNING 1926), Nordamerikas (HAUER 1925) und dem Aralmeer bekannt. Die Rotatorien haben aber auch echte Brackwasserarten entwickelt, worauf weiter unten noch näher einzugehen ist.

Von den Nematoden ist es bekannt, dass es bei ihnen ökologisch gut abgegrenzte Süsswasser-, Brackwasser- und Meeresformen gibt. Euryhalinlimnische Arten, die in den marinen oligohalinen Brackwasserbereich eindringen, sind nach GERLACH (1954) z. B. die Arten *Dorylaimus stagnalis*, *Trilobus gracilis*, *Chromadorita leukarti* und *Punctodora ratzeburgensis*. Diese Arten sind in den Salzquellen von Oldesloe vertreten, wenngleich nicht in allzu hoher Abundanz (SCHNEIDER 1925). Weitere Süsswasserformen, die in Oldesloe gefunden wurden, sind abundanzmässig insgesamt mit nur ca. 0,7 % aller aufgefundenen Individuen vertreten. Den grössten Anteil der Besiedlung stellen hier jedoch die Brackwasserformen, worüber noch weiter unten zu sprechen sein sein wird.

Von den Oligochaeten finden sich Angehörige der Naididae im hochversalzenen Abschnitt der Werra (— 20 ‰ S), was durchaus dem Auftreten dieser Gruppe im marinen Mesohalinikum entspricht. Tubificiden wurden in der Wipper (ALBRECHT 1954) noch bei ca. 12 ‰ S in merklichen Mengen gefunden. Auch dies stimmt mit dem Verhalten dieser Gruppe im marinen Brackwasser überein. Die gleichfalls im marinen Brackwasser, z. B. in der Ostsee (THRAMS 1939, PURASJOKI 1956) lebende Art *Nais elinguis* wurde von SCHMIDT (1913) auch in Westfalen häufig im Wasser bei 4-5,3 ‰ S aufgefunden, vereinzelt auch bei 10 ‰ S, ferner auch im Tschalkarsee bei 3,6 ‰ S. Hier fanden sich auch die in der Ostsee vertretenen Arten, bzw. Gattungen *Stylaria lacustris*, *Chaetogaster*, *Limnodrilus* und *Tubifex* (HRABE u. CERNOSVITOV 1929).

Auch von den Hirudineen erweisen sich einige Arten als stärker euryhalin. *Herpobdella octoculata* ist im Bereich der unteren Werra anzutreffen (5-10 ‰ S). Diese Art wurde auch in der versalzenen Wipper aufgefunden.

Allerdings scheint die Art im Bereich der Ostsee nur im praktisch salzfreien kurischen Haff (0,3 ‰ S) vorzukommen. Ebenfalls fand sich in der Wipper *Piscicola geometra*, dessen hochgradige Euryhalinie (8 ‰ S) aus dem marinen Brackwasser der Ostsee bekannt ist (SEIFERT 1938).

Von den Süsswasser-Bryozoen kommen Vertreter der Gattungen *Fredericella* und *Paludicella* im Brackwasser vor (WESENBERG-LUND 1939). *Fredericella* wurde auch aus der Wipper gemeldet (HIRSCH 1918).

Die Lamellibranchiaten des Süsswassers sind überwiegend stenohalin. Sie treten daher auch im allgemeinen in den versalzenen Binnengewässern nicht auf. Lediglich für die schwach versalzene Wipper wird *Pisidium* spec. und *Sphaerium* spec. selten vorkommend genannt (HIRSCH 1918). Ein *Pisidium* fand BEADLE in nordafrikanischen Salztümpeln. Einige Arten, die im Küstenbereich bei schwachem Salzgehalt anzutreffen sind, wie *Anodonta piscinalis*, *Unio tumidus*, *U. pictorum* (bis 2-3 ‰ S; JOHANSEN 1918, JAECKEL 1950, SCHLESCH 1937, SEGERSTRÅLE 1956), sind bisher aus binnenländischen Brackwässern nicht genannt. Dagegen ist *Dreissena polymorpha* u. a. aus dem Kaspimeer (BEHNING 1940), der Schlei, der Ostsee (JAECKEL 1950) und dem Tschalkarsee (BEHNING 1928), sowie dem Aralmeer (KARSINKIN 1923) bekannt.

Die Artenzahl der limnischen Gastropoden ist im binnenländischen wie im marinen Brackwasser ebenfalls stark reduziert. Von den Pulmonaten sind im Oligohalinikum noch einige Arten anzutreffen. Im Binnenland gibt z. B. VON ALTEN (1913) für die Schunter (bis ca. 1 ‰ S) *Limnaea stagnalis* und *Planorbis corneus* an, HIRSCH (1918) für das Flussgebiet der Wipper *Ancylus fluviatilis* und die Gattung *Limnaea*. Nach JAECKEL (1950) ist *Ancylus fluviatilis* im Brackwasser der Schleimündung bei ca. 4 ‰ S anzutreffen. Nach SCHLESCH (1937) kommt *Planorbis corneus* im marinen Brackwasser bis zu 3 ‰ S vor. Aus Oldesloe wird für die Stellen mit geringstem Salzgehalt (2,3-3,2 ‰ S) *Limnaea palustris* und *L. ovata* angegeben (THIENEMANN 1926). Massenhaftes Auftreten von *Limnaea ovata* berichtet auch SCHMIDT (1913) vom Salzkottener Graben in Westfalen (5,6 ‰ S, sehr kurzfristig 25 ‰ S). Vorkommensangaben für *Limnaea ovata* im marinen Brackwasser liegen bis weit in den mesohalinen Bereich hin vor, und auch *Limnaea palustris* verträgt im marinen Brackwasser bis zu 8 ‰ S (JAECKEL 1950). Die Gattungen *Limnaea* und *Planorbis* meldet KARSINKIN (1924) auch aus den Buchten des Aralmeeres.

Unter den Süsswasser-Prosobranchiern weist *Theodoxus fluviatilis* den höchsten Grad an Euryhalinie auf. Die Art, die in der Ostsee im gesamten Mesohalinikum bis zu 18 ‰ S angetroffen werden kann, ist eine der dominanten Benthosformen der versalzenen Werra. Nach ALBRECHT (1954) beträgt der Anteil der Art an der gesamten tierischen Biomasse des Flusses stellenweise über 30 %. Die Salzkonzentrationen der Werra im Bereich des Vorkommens von *Theodoxus fluviatilis* entsprechen denen des marinen Mesohalinikums.

Die Zahl der limnischen Cladoceren-Arten nimmt im marinen Brackwasser ausserordentlich stark ab. Einige *Daphnia-*, *Bosmina-* und andere

Arten treten jedoch noch im oligohalinen Bereich auf (VÄLIKANGAS 1926). Nach Angaben von REMANE tritt *Chydorus sphaericus* sogar noch in der Nordsee bei der Insel Pelworm in Zostera nana-Beständen auf. Die Art lebt ferner im Aralmeer (KARSINKIN 1924) und im Tschalkarsee (BEHNING 1928), sie kommt auch nach SCHMIDT (1913) im Salzwassertümpel bei Sassendorf in Westfalen bei hohem Salzgehalt (59 ‰ S) reichlich vor. HERBST (1953) fand sie in einem brackigen Kleingewässer der Ostseeküste, COLDITZ (1914) in reichlicher Anzahl im Mansfelder See (1,3 ‰ S). Auch in der versalzenen Werra fand SABANEEFF (1956) einige Cladocerenarten: *Bosmina longirostris, Scapholeberis mucronata, Alona spec.*. *Bosmina longirostris* kommt in Kirgisischen Steppenseen (BEHNING 1926) und auch im Aralmeer vor (KARSINKIN 1924). Hier finden sich auch Arten der Gattungen *Alona* und *Simocephalus*. In ariden Gebieten dringen verschiedene Arten der Gattungen *Daphnia, Diaphanosoma, Simocephalus, Chydorus, Alona, Moina* und *Macrothrix* in brackigen Tümpeln und Salzwässern des Binnenlandes z. T. bis zu Salzgehalten von 10-20 ‰ S vor (SARS 1903, GAUTHIER 1928, BEADLE 1943).

Unter den Copepoden gibt es ebenfalls eine Reihe von Süsswasserarten, die im marinen Brackwasser in den oligohalinen, z. T. auch in den mesohalinen Bereich vordringen: *Eucyclops serrulatus, Paracyclops fimbriatus, Cyclops viridis, C. bicuspidatus, C. bisetosus, Mesocyclops leukarti, M. oithonoides, M. hyalinus* (LEVANDER 1901, VÄLIKANGAS 1926, REDEKE 1935). Mit Sicherheit vermehren sich *Cyclops bisetosus* und *C. bicuspidatus* im marinen Brackwasser, wobei die letzte Art Salzgehalte biz zu 10 ‰ S toleriert. SCHMIDT (1913) gibt für die westfälischen Salzgewässer das Vorkommen von *Cyclops bicuspidatus* (20-24 ‰ S), *C. bisetosus* (4-24 ‰ S) und *Eucyclops serrulatus* (4-24‰ S) an. HERBST (1953) verzeichnet für den oben genannten Brackwasserstandort folgende Arten: *Eucyclops serrulatus, Cyclops (Megacyclops) viridis, Cyclops (Diacyclops) bicuspidatus*, daneben auch die Unterart *Cyclops b. odessanus, Cyclops (Diacyclops) bisetosus, Mesocyclops leukarti* und *Eurythemora velox*. *Mesocyclops leukarti* ist auch aus dem Kaspimeer bekannt (BEHNING 1937), *Eurythemora velox* aus dem Tschalkarsee (BEHNING 1928). In den Oldesloer Salzgewässern treten wieder die Arten *Cyclops bisetosus, C. bicuspidatus* und *Eucyclops serrulatus* auf. *Cyclops bisetosus* fand sich hier in Massenentwicklung, z. T. bei beträchtlichen Salzgehalten (ca. 25 ‰ S), *Cyclops bicuspidatus* vereinzelt bei ca. 10 ‰ S, *Eucyclops serrulatus* in Massenentwicklung bei ca. 3 ‰ S, vereinzelt auch bei Salzgehalten bei ca. 25 ‰ S. Als weitere Art trat hier *Paracyclops fimbriatus* bei ca. 6 ‰ S auf (KLIE 1925). Aus den Kirgisischen Steppenseen sind u. a. *Eucyclops serrulatus, Cyclops viridis* und *C. bisetosus* bekannt (BEHNING 1926).

Die Salztoleranz einiger Arten scheint nach diesen Angaben im Binnenländischen Brackwasser besonders in ariden Klimaten grösser zu sein als im marinen Bereich, wie dies auch bereits für die Cladoceren erwähnt wurde. Ein

solches Verhalten zeigen z. B. *Paracyclops fimbriatus, Megacyclops minutus* und *Cyclops viridis* (GAUTHIER 1928, BEADLE 1943).

Ähnliches scheint bei den Diaptomiden der Fall zu sein, deren Arten im marinen Brackwasser praktisch keine Rolle spielen, von denen hingegen eine Reihe von Arten von Binnensalzstellen sowie aus zentralasiatischen Binnenmeeren gemeldet sind. So kommt *Arctodiaptomus salinus* in Nordafrika, Zentralasien und Südosteuropa im Brackwasser vor, findet sich im Aralmeer und im nördlichen Kaspimeer, in Kirgisischen Steppenseen (BEHNING 1926), ferner aber auch in Binnensalzgewässern Mitteldeutschlands bei Halle (COLDITZ 1914).

Harpacticiden limnischer Herkunft spielen im marinen Brackwasser mit Ausnahme subterraner Arten praktisch keine Rolle (NOODT 1956). Soweit bekannt trifft man sie auch in binnenländischen Brackwässern nicht an (KLIE 1925, SCHMIDT 1913).

Limnische Ostracoden gehen in verschiedenen Arten im marinen Bereich ins Brackwasser, z. T. wie *Candona neglecta* bis ins Mesohalinikum. Diese Art wurde auch aus Oldesloe bei 5,8 ‰ S gemeldet (KLIE 1925), ferner im Tschalkarsee (BEHNING 1928). Eine *Candona*-Art (♀♀) wurde auch von SCHMIDT (1913) für den Salzkottener Graben bei 10-13,5 ‰ S angegeben. *Candona marchica* kommt in den Oldesloer Salzgewässern (KLIE 1925), ferner auch im Tschalkarsee (BEHNING 1928) vor.

Die Grenze des Vorkommens der limnischen Amphipoden liegt im marinen Brackwasser im Oligohalinikum oder an der Grenze des Süsswassers. Entsprechend fehlt auch *Gammarus pulex* in der Werra, seitdem diese versalzen wird. In der Wipper gibt HIRSCH (1918) an, dass *Gammarus pulex* und *Carinogammarus roeselii* stellenweise in grossen Mengen anzutreffen waren (bis 2,8 ‰ S), doch trat *Gammarus pulex* bevorzugt an Einmündungen salzärmerer Bäche, bzw. sonst im Abschnitt bis zu 1,7 ‰ S auf. In Oldesloe fand sich *Gammarus pulex* nur an einer Stelle in fliessendem Wasser mit 5,5-5,8 ‰ S. SCHMIDT (1913) fand *Gammarus pulex* im Salzkottener Graben bei Salzgehalten von im allgemeinen 5-8 ‰ S, ganz vorübergehend stieg die Konzentration hier gelegentlich auf 25 ‰ S. Im Salzbach bei Witzenhausen fand sich *Gammarus pulex* im Wasser mit Konzentrationen bis zu 5,5 ‰ S, in der Schunter bei ca. 1 ‰ S (VON ALTEN 1913). Im marinen Bereich bleibt er auf Standorte geringsten Salzgehaltes beschränkt, so im Finnischen Meerbusen bei ca. 0,6 ‰ S (SEGERSTRÅLE 1956). Auch in Grossbritannien fand sich *Gammarus pulex* nur im Süsswasser (HYNES 1955).

Von den Isopoden tritt *Asellus aquaticus* in Meerestrandgewässern und im Küstenbereich z. T. im mesohalinen Wasser auf, im Finnischen Meerbusen noch bei 6 ‰ S. Die Art findet sich, wenn auch nicht allzu bäufig, im Mesohalinikum der Werra. In Oldesloe kommt sie sehr häufig an einer Stelle mit 5,5-5,8 ‰ S, in Westfalen im Salzkottener Graben (meist 5,8 ‰ S) vor, bei höheren Salzgehalten ist sie weniger häufig. Kurzzeitig scheint sie mindestens Salzgehalte von 20 ‰ S vertragen zu können.

Von den Hydrachnella fand VIETS (1925) eine Reihe von Süsswasserarten im Oldesloer Brackwasser. Jedoch scheinen nur einige davon sonst des öfteren im Brackwasser angetroffen worden zu sein, so z. B. *Hydrophanthes ruber* in Westfalen (10 ‰ S), *H. dispar*, *Diplodontus despiciens* und *Piona uncata* in Brackwässern Finnlands (LEVANDER 1901, BARROIS 1889).

Unter den Insekten fehlen dem marinen wie dem binnenländischen Brackwasser so gut wie vollständig die Plecopteren und Ephemeropteren. Bisweilen trifft man einige Angehörige der letzten Gruppe im oligohalinen Bereich, so im Randersfjord bei Salzgehalten von 1-3 ‰ S (JOHANSEN 1914). Auch für die Wipper mit Salzgehalten mit maximal 2,8 ‰ S gibt HIRSCH (1918) die Gattungen *Cloëon*, *Centroptilum* und *Ephemera* an. In Oldesloe kommen Ephemeropteren-Larven nur am Standort mit weniger als 3 ‰ S vor. Im Mesohalinikum der Werra fehlen beide Ordnungen (5-10 ‰ S). Ephemeropteren wurden auch in Buchten des Aralmeeres gefunden (KARSINKIN 1924). SCOTT, HARRISON und MAGNE fanden *Cloëon*-Larven in einer Flussmündung bei 19,7 ‰ S.

Bis ins Mesohalinikum verbreitet sind eine Reihe von Arten der Trichoptera. Auffällig ist allerdings aber, dass, obwohl eine ganze Reihe von euryhalinen Trichopterenarten, z. B. der Gattungen *Oecetis*, *Malonna*, *Phryganea*, *Limnophilus* und *Hydropsyche* etc. für das Ostsee-Brackwasser, z. T. auch für das Kaspimeer angegeben sind (SILFVENIUS 1905, LINDBERG 1948, SEIFERT 1938, SEGERSTRÅLE 1956, BEHNING 1937), die Zahl der für die binnenländischen Brackwässer gemeldeten Arten gering ist. SCHMIDT (1913) fand im Salzkottener Graben bei 6,3 ‰ S als einzigem Salzwasserstandort im Gebiet nur zwei Limnophiliden-Larven. In den Oldesloer Brackwässern werden ebenfalls nur einige Limnophiliden-Larven genannt, wahrscheinlich zur Gattung *Limnophilus* gehörend. Im mesohalinen Bereich der Werra und der Wipper (bis 12 ‰ S) tritt von den Trichopteren einzig *Hydroptila spec.* in merklicher Menge auf. Zerstreut trifft man in der Werra auch Larven der Gattungen *Hydropsyche und Plectrocnemia* an. In früheren Zeiten beherbergte die Wipper allerdings bei geringerer Versalzung (2,8 ‰ S) nach HIRSCH (1918) Trichopteren-Larven aus 16 verschiedenen Gattungen.

Bei den Odonaten gibt es wieder eine grössere Anzahl von euryhalinen Arten. *Ischnura elegans*, die in der Ostsee mitunter bei über 12 ‰ S gefunden wurde, tritt im Binnenlande im Versalzungsgebiet der Werra auf (bis 15 ‰ S). LINDBERG (1948) zählt für das Ostseebrackwasser im Bereich von 3-6 ‰ S 16 Süsswasserarten auf, insbesondere aus der Gattung *Agrion*, *Aeschna*, und *Sympetrum*. In Oldesloe wurden im Bereich bis ca. 3 ‰ S Larven der Gattung *Aeschna* und *Agrion* angetroffen (THIENEMANN 1925) und aus den westfälischen Salzwässern werden Agrioniden bei 7-24 ‰ S gemeldet (SCHMIDT 1913). Aus dem Aralmeer wurden *Sympetrum vulgatum* und *S. meridionale*, daneben auch *Aeschna spec.* und *Agrion spec.* angeführt (BEKLEMISCHEW 1922, KARSINKIN 1924).

Auch die Hemipteren zeigen zum Teil eine beträchtliche Salzverträglichkeit. Über *Sigara*-Arten, die im marinen Brackwasser z. T. recht euryhalin sind (LAGERSPETZ 1956), liegen keine Angaben aus binnenländischen Brackwässern vor. Im Binnenlande wurde *Nepa cinerea* im Salzkottener Graben bei 6-8,3 ‰ S, in Oldesloe bei 15 ‰ S sowie auch im Versalzungsabschnitt der Werra gefunden (SCHMIDT 1913, BENICK 1925 a, ALBRECHT 1954). Weniger verbreitet im marinen Brackwasser sind limnische Gattungen wie *Corixa*, *Micronecta*, *Notonecta*, *Aphelocheiris* und andere. Damit stimmt überein, dass in den Oldesloer Salzgewässern nur der am stärksten ausgesüsste Standort von Arten wie *Notonecta glauca*, *Corixa dentipes*, *Naucoris cimicoides*, und *Ranatra linearis* besiedelt ist (3 ‰ S). In den Buchten des Aralmeeres kommt *Ranatra linearis*, *Corixa spec.* und *Naucoris spec.* vor (KARSINKIN 1924). HOWES (1939) fand allerdings *Corixa selecta* in einem Brackwassergraben an der Küste Englands bei 12 ‰ S. Die Art ist auch aus binnenländischen Salzwasserstandorten bekannt (MACAN u. WORTHINGTON 1951).

Zahlreiche Coleopteren dringen in marines Brackwasser ein, darunter viele Haliplidae, Dytiscidae und Hydrophilidae. LINDBERG (1937, 1944, 1948) führt zahlreiche Arten an, von denen die meisten sogar ins Mesohalinikum eindringen. Reichhaltig ist auch die Käferfauna der binnenländischen Salzgewässer. Salzwasserstandorte in Westfalen und Oldesloe haben folgende Arten gemeinsam: *Haliplus lineatocollis*, *Helophorus brevipalpis*, *H. granularis*, *H. aquaticus*, *Hydrobius fuscipes*, *Anacaena limbata*, *Enocrus fuscipennis*, *Laccobius nigripes*, *L. alutaceus*, *Coelostoma orbiculare* und *Hydroporus palustris*. Diese sind hier durchweg auch bei über 20 ‰ S anzutreffen, z. T. sogar bis zu 60 ‰ S.

VON LENGERKEN (1929) zählt für die Nord- und Ostseeküsten 47 halophile Käferarten auf, die sämtlich auch im Binnenlande bevorzugt an Salzstandorten auftreten. Allerdings sind nur ein Teil dieser Arten aquatisch. Von ihnen fanden sich die Arten *Coelambus paralellogrammus*, *Ochthebius viridis*, *O. impressicollis* im Oldesloer Brackwasser, die Arten *Ochthebius marinus* und *Enocrus bicolor* in Oldesloe und gleichzeitig auch in Westfalen, die letzte Art auch in Kirgisischen Steppenseen (SCHMIDT 1913, BENICK 1925, BEHNING 1926). Manche Arten tolerieren dabei auch hyperhaline Konzentrationen, wie *Enocrus bicolor* und *Ochthebius marinus*, die in Westfalen bei Salzgehalten von 5 bis mehr als 100 ‰ S gefunden wurden. VON LENGERKEN (1929) zählt zahlreiche andere binnenländische Salzwasserstandorte für die halophilen Coleopteren auf. Unter den Käfern gibt es auch halobionte Vertreter, von denen noch die Rede sein soll.

Von den Neuropteren wurde *Sialis lutaria* in marinem Brackwasser bis zu ca. 3 ‰ S nachgewiesen (JOHANSEN 1914). Im Binnenland traf man Sialis-Larven bei ähnlichen (Oldesloe 3 ‰ S) oder etwas höheren Salzgehalten (Salzkottener Graben 6-7 ‰ S). Die Art fehlt jedoch im Binnenlande an den Standorten mit höherem Salzgehalt.

Das Eindringen in Salzwasser ist besonders vielen Dipteren möglich.

Vertreter der Tipuloidea kommen sowohl in binnenländischen Brackwässern, als auch im Meeresküstenbereich vor. In den Oldesloer Salzgewässern fanden sich die Süsswasserarten *Tipula paludosa* (2-24 ‰ S), *Limnobia quadrinotata* und *L. croatica*. Als halophil kann *Dicranomyia modesta* gelten, die in Oldesloe bei 6-27 ‰ S, in Westfalen bei 5-23 ‰ S angetroffen wurde, ferner die Arten *Symplecta stictica* (Oldesloe bei 6-26 ‰ S, Westfalen bei 9-44 ‰ S) und *Symplecta similis* (Westfalen 19-25 ‰ S). Tipuliden-Larven fanden sich ebenfalls in Westfalen bei 4-29 ‰ S.

Von den Psychodidae wurden *Psychoda phalaenoides* in einem Westfälischen Gradierwerk bei 155 ‰ S gefunden. Marine Funde liegen ebenfalls vor.

Von den Corethridae wurde *Corethra plumicornis* in den Oldesloer Salzgewässern bei 2,8-23 ‰ S gefunden.

Limnisch-euryhaline Culicidae, sind z. B. *Culex pipiens*, *C. territans* und *Aedes annulipes*. *Culex pipiens* kam im Westfalen in Salzabwasser von 105 ‰ S vor (Schmidt 1913). Marine Brackwasservorkommen sind von 0-15 ‰ S bekannt (Remmert 1955). Auch *Anopheles*-Arten dringen ins Brackwasser ein. *Anopheles spec.* wurde aus Oldesloer Salzgewässern angegeben. *Anopheles maculipennis* kennt man ebenfalls aus marinem Brackwasser wie z. B. in Finnland und an anderen Stellen (Martini 1920, Wesenberg-Lund 1941, p. 447).

Verbreitet ist auch die Euryhalinie bei limnischen Chironomiden. Aus Westfalen werden angegeben *Macropelopia notata* (5,3-7,3 ‰ S), *Corynoneura celeripes* (4 ‰ S), *Micropsectra praecox* und *M. excisa*, aus Oldesloe *Procladius sagittalis*, *Dasyhelea flavicentris*, *D. flavoscutellata*, *Betzia calceata*, *Corynoneura arcuata*. *Dasyhelea flavicentris* ist auch aus dem Ostseegebiet, dgl. *Betzia calceata* (Kieler Bucht) bekannt, *Dasyhelea flavoscutellata* und *Micropsectra praecox* aus dem Kaspimeer, *Micropsectra exisa* (?) aus dem englischen Küstenbereich (Edwards 1931). Auch die *Chironomus thummi*-Gruppe ist im Brackwasser vertreten. Für *Chironomus thummi* wurde in marinem Brackwasser der Bereich von 0-8 ‰ S angegeben (Remmert 1955). Das Vorkommen der Art wurde auch in Rock-pools auf Bornholm bei 3,1‰ S festgestellt (Johnson 1946). Vorkommen im Kaspimeer meldet Behning (1940).

Eine Reihe von halophilen Arten limnischer Herkunft zeigt bevorzugtes Auftreten zugleich in marinen und binnenländischen Brackwässern. *Culicoides nubeculosus* ist aus Oldesloe (bis 23,8 ‰ S), aus einem Salzflüsschen beim See Baskuntschak bei 17,8 ‰ S (Medvedeva 1927) und auch sonst aus Salzwasser bekannt. *Culicoides pulicaris* kennt man aus Oldesloe und vom Ostseestrand (Thienemann 1954). *Dasyhelea modesta* trat in Oldesloe und Westfalen (bis 23,9 ‰ S) auf und ist z. B. von der italienischen Küste bekannt (Marcuzzi 1951). *Chironomus plumosus* ist in der *forma semireductus* in der Ostsee sehr verbreitet und häufig, und zwar sowohl im Ostseebecken (Hessle 1924) als auch besonders in den Haffen (Thienemann 1936). Nach Remmert (1955) kommt die Form in der Ostsee bis zu 8 ‰ S vor, nach Behning (1940) auch im Kaspimeer. Auch die in Oldesloe aufgefundene Art *Glyptotendipes barbipes*

tritt in der Ostsee z. T. massenhaft auf (KIEFER u. THIENEMANN 1908). *Chironimus plumosus semireductus* tritt auch im Schwarzen Meer auf (THIENEMANN 1936), ferner auch im Strandsee Abasiri-Ko in Japan (THIENEMANN 1954).

In versalzenen Fliessgewässern ist die hohe Abundanz, in der die Chironomiden hier auftreten sehr auffällig. Im Phytal der Werra besitzt diese Gruppe häufig einen Anteil von nahezu 100 ‰ der tierischen Biomasse, hauptsächlich durch die Gattungen *Glyptotendipes* und *Eucricotopus*. *Eucricotopus*, *Prodiamesa* und die Art *Chironomus plumosus* dominieren in der Versalzungszone der Wipper (ALBRECHT 1954).

Eingeschränkt ist das Vorkommen von Simuliiden im marinen Küstenbereich durch ihre Rheophilie. Die Salztoleranz wenigstens gewisser Arten ist jedoch recht beträchtlich, da Simuliiden-Larven in versalzenen binnenländischen Fliessgewässern anzutreffen sind, z. B. in der Werra (bis 10 ‰ S) oder *Simulium maculatum* in einem Abflussgraben in Westfalen (20-21,7 ‰ S, SCHMIDT 1913).

Auch andere Gruppen limnischer Dipteren zeigen erhebliche Salztoleranz, bzw. besitzen halophile Vertreter. So sind verschiedene Stratiomyiden wie *Nemotelus uliginosus* (Oldesloe, Westfalen bis 104,6 ‰ S), *N. globuliceps*, *N. notatus* (Westfalen bis 74 ‰ S), *Stratiomyia furcata* (Oldesloe 8-11,5 ‰ S), *Stratiomyia riparia* (Westfalen 5-29 ‰ S) oder *Odontomyia viridula* (Ostsee bis 28 ‰ S, REMMERT 1954) bekannt. Auch die Syrphiden sind sehr salztorelant. So fand HASE (1926) *Eristalis*-Larven in Salzpfützen auf der Insel Mallorca bei Salzgehalten bis 270 ‰ S. Eristalis-Larven sind aus dem Binnenland aus Westfalen wie aus Oldesloe bekannt.

Die vollständig euryhalinen Ephydridae sind aus Brackwassertümpeln der Küsten, aus binnenländischen Salinen und Versalzungsstellen allgemein bekannt. *Ephydra*-Arten tolerieren dabei z. T. hyperhaline Konzentrationen bis 250 ‰ S.

Die Süsswasser-F i s c h e treten in der Mehrzahl im marinen Brackwasserbereich bis etwa 5 ‰ S auf. Im mesohalinen Bereich kommen allerdings nur noch wenige Süsswasserarten vor, wie z. B. *Perca fluviatilis* (15 ‰ S) oder auch *Lucioperca sandra*. Auch in versalzenen Fliessgewässern wie z. B. der Werra trägt die Fischfauna durchaus Süsswassercharakter. Als kritisch für die Lebensfähigkeit erwies sich hier ein Salzgehalt von 12 ‰ S, der insbesondere von Arten wie *Leuciscus rutilus*, *Abramis brama*, *Alburnus lucidus*, *Chondrostoma nasus*, *Scardinius erythrophthalmus* und *Barbus fluviatilis* nicht mehr vertragen wurde. Nicht geschädigt wurden z. B. *Perca fluviatilis* und *Lucioperca sandra* (SCHMITZ 1956). Süsswasserfische aus dem finnischen Meerbusen bzw. der Pojo-Bucht bei der Zoologischen Station Tvärminne (bis 6 ‰ S) sind *Abramis brama*, *Leuciscus idus*, *Esox lucius*, *Perca fluviatilis*, *Coregonus albula*, *Leuciscus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Leuciscus grislagine*, *Alburnus lucidus*, *Abramis vimba*, *Cottus gobio*, *Lota vulgaris* (SEGERSTRÅLE 1956). Auch in den Haffen der deutschen Ostseeküste spielen die Süsswasserfische wie *Leuciscus rutilus*, *Abramis brama*, *Acerina cernua*, *Esox lucius*, *Perca fluviatilis* und *Lucio-*

perca sandra für die Fischerei eine grosse Rolle. Über die Verbreitung von Süsswasserfischen im Kaspimeer gibt SVETOVIDOV (1937) die Arten *Pelecus cultratus*, *Cyprinus carpio*, *Lucioperca sandra* für einen Küstenbereich an, in dem die Salzgehalte von 6-12 ‰ S schwanken. Andere hier weiter ins Brackwasser eindringende Süsswassergattungen haben hier speziell angepasste Arten ausgebildet.

Auch bei den Pflanzen zeigen sich bezeichnende Parallelen zwischen dem Eindringen von Süsswasserformen in binnenländisches und marines Brackwasser.

Von den Cyanophyceen fand sich *Microcystis aeruginosa* in polnischen binnenländischen Salzgewässern (LIEBETANZ 1925), dgl. *Microcystis flos aquae*, *Chroococcus minutus*, *Merismopedia punctata*, *M. glauca*, *Lyngbia limnetica* und *Oscillatoria limosa*. Alle diese Arten traten auch im Ostseeküstengebiet auf (KLOCK 1930, THRAMS 1939), *Microcystis aeruginosa*, *Merismopedia punctata*, *M. glauca*, *Lyngbia limnetica* auch im Kaspimeer (BEHNING 1937, KISSELEW 1940). Auch *Oscillatoria amphibia*, eine häufig im westfälichen Salzwasser und auch in Oldesloe auftretende Art (BUDDE, 1932, KOPPE 1925), kommt in der Ostsee und im Kaspimeer vor. *Microcystis aeruginosa* fand sich auch im Mansfelder See (COLDITZ 1914), *Merismopedia glauca* wurde auch ziemlich häufig im Tschalkarsee gefunden (BEHNING 1928). *Aphamizomenon flos aquae* ist eine der häufigsten Ostsee-Planktonalgen. Die Art tritt auch im Tschalkarsee merklich hervor und findet sich im Kaspimeer (BEHNING 1928, KISSELEW 1940). LEVANDER (1915) hält es allerdings für wahrscheinlich, da die Ostseeform eine der Süsswasserform gegenüber abgegrenzte ökologische Rasse darstellt. Weitere im Oldesloer Brackwasser angetroffene Formen sind u.a. *Oscillatoria princeps* und *O. chalybea*. Sie kommen auch im Kaspimeer vor.

Auch von den Chlorophyceen verhalten sich eine Reihe von Arten gleichmässig beim Eindringen in binnenländisches und marines Brackwasser So fand sich *Scenedesmus quadricauda* in Oldesloer Salzgewässern, in Galizischen Binnensalzgewässern und im Mansfelder See (KOPPE 1925, LIEBETANZ 1925, COLDITZ 1914), andererseits aber auch im Ostseeplankton (VÄLIKANGAS 1926, KLOCK 1930, THRAMS 1939). *Pediastrum boryanum* ist im Binnenland aus Salzstellen in Polen und aus dem Mansfelder See, im marinen Brackwasser aus dem Küstenbereich der Ostsee (LEVANDER 1915, KLOCK 1930, THRAMS 1939) sowie auch aus dem Kaspimeer (KISSELEW 1940) bekannt. *Actinastrum Hantzschii* wurde ebenfalls aus Polen, daneben auch im Brackwasser der Unterelbe (VOLCK 1905) und der Osteseeküste (KLOCK 1930) angegeben, *Tetraedon minimum* von der Ostsee (KLOCK) und ferner vom Tschalkarsee (BEHNING 1928). *Botrycoccus braunii* und *Oocystis pelagica* sind sowohl aus der Ostsee (THRAMS 1939) als auch aus dem Mansfelder See (COLDITZ 1914) bekannt.

Von benthischen Formen kommen die Gattungen *Ulothrix*, *Vaucheria*, *Cladophora* und andere sowohl im Binnenland im Salzwasser als auch im marinen

Brackwasserbereich vor. Für einen eingehenden Vergleich der Arten liegt nicht genügend Material vor.

Die Conjugaten sind praktisch vollständig auf das Süsswasser beschränkt. *Staurastrum gracile* führt COLDITZ (1914) vom Mansfelder See im Plankton an. Die Form ist auch aus der Unter-Warnow von der Ostseeküste (KLOCK 1930) bekannt. KISSELEW (1940) meldet *Staurastrum spec.* aus dem Küstenplankton des Kaspimeeres. Aus binnenländischen Brackwässern nennt LIEBETANZ (1925) ausserdem *Cosmarium laeve*, eine Form, die ebenfalls aus der Unter-Warnow bekannt ist, und *Closterium acerosum var. elongatum.*

Uber Peridineen im Brackwasser des Binnenlandes liegt nicht genügend Material für einen Vergleich mit den marinen Verhältnissen vor.

Hingegen ist man über das Vorkommen von Diatomeen im Brackwasser des Meeres und des Binnenlandes durch die Arbeiten von BROCKMANN (1906, 1914), BUDDE (1932), HUSTEDT (1925, 1939, 1957), KOLBE (1927, 1929, 1932), KRASSKE (1927, 1939), MÖLDER (1943), PETERSEN (1943), SCHEELE (1956), BLUM (1957) u. a. gut unterrichtet. Zur Kennzeichung des ökologischen Verhaltens der Diatomeen dem Salzgehalt gegenüber wurde ein spezielles Halobiensystem entwickelt (KOLBE 1927, 1954, HUSTEDT 1953, 1957). Nach HUSTEDT (1957) unterscheidet man Polyhalobien, Mesohalobien, Oligohalobien und halophobe Arten. Die Polyhalobien sind marine Formen, die zum Teil allerdings auch ins Brackwasser gehen. Die Mesohalobien sind Brackwasserformen, wobei die untere Granze des merklichen Vorkommens für viele Arten bei ca. 0,2 ‰ S liegt. Bei den anderen beiden Gruppen handelt es sich um Süsswasserarten, wobei die Oligohalobien auch in schwachem Salzwasser auftreten können, sei es, weil es sich um indifferente Arten handelt, sei es um halophile Formen mit deutlicher Bervorzugung der Entwicklung bei mehr oder weniger erhöhten Salzgehalten.

Betrachtet man unter diesen Gesichtspunkten ein binnenländisches Brackwassergebiet, so zeigt sich, dass Vertreter aller dieser Gruppen hier gemischt auftreten. In den Oldesloer Brackwässern treten 38 Formen in höherer Abundanz auf (HUSTEDT 1925). Eine einzige Art davon ist marin-euryhalin. 50 % der Arten sind Brackwasserformen (Mesohalobien), bei dem Rest handelt es sich um Süsswasserformen. Der Anteil der indifferenten Süsswasserformen an der gesamten Artenzahl des Standortes beträgt ca. ein Drittel, der halophilen Formen ca. ein Achtel. Andere binnenländische Salzstandorte stimmen in ihrer Diatomeenbesiedlung mit den Oldesloer Verhältnissen weitgehend überein. Ca. 50 % der Arten, die in Oldesloe häufig sind, findet man jeweils z. B. in Westfälischen Salzgewässern, im Sperenberger Brackwassergebiet und auch in der Brackwasserzone der Werra (BUDDE 1931, KOLBE 1927, SCHEELE 1956). Über zwei Drittel der Oldesloer Formen sind auch regelmässige Bewohner des marinen Brackwassers und knapp die Hälfte ist auch aus dem Kaspimeer bekannt (KISSELEW 1940). Allerdings handelt es sich bei den übereinstimmenden Arten in der Mehrzahl um echte Brackwasserformen (Mesohalobien). Euryhaline

Süsswasserformen aus Oldesloe sind z. B. *Amphora ovalis*, *Epithemia zebra*, *E. sorex*, *Gomphonema parvulum* und *Rhopalodia gibba*; halophile Süsswasserformen *Anomoeoneis sphaerophora*, *Caloneis amphisbaena v. subsalina*, Navicula *cincta*.

Unter den Characeen gibt es ebenfalls eine Reihe von euryhalinen Süsswasserformen. Im marinen Küstenbereich wurden *Chara ceratophylla*, *Ch. intermedia*, *Ch. foetida*, *Ch. horrida*, *Ch. aspera*, *Ch. fragilis* und *Nitella flexilis* (LUTHER 1951, MIGULA 1925) gefunden. *Chara foetida* ist auch aus binnenländischem Brackwasser bekannt (SONDER 1925).

Auch höhere Wasserpflanzen weisen vielfach eine gewisse Salzverträglichkeit auf. LUTHER (1951) nennt ca. 60 Arten, die in finnischen Brackwässern bei Salzkonzentrationen von über 1 ‰ S zu finden sind. Viele Arten tolerieren sogar hier 6 ‰ S. Von den aufgeführten Arten sind z. B. *Potamogeton filiformis*, *P. pectinatus*, *Ranunculus circinatus* und *Elodea canadensis* aus binnenländischen Brackwasserstandorten bekannt (Oldesloe, Schunter, Werra). Wahrscheinlich ist mit dem Vorkommen einer erheblichen Anzahl von Pflanzen der Liste LUTHERS auch in binnenländischen Brackwasserstandorten zu rechnen. Es mangelt allerdings zur Zeit an näheren Angaben darüber.

Überblickt man die aufgezählten Organismengruppen in ihrer Gesamtheit, so lässt sich zusammenfassend sagen, dass zwischen dem Eindringen von Süsswasserorganismen in marine und binnenländische Brackwässer offenbar kein sehr beträchtlicher Unterschied besteht. Die vielfach erhebliche Abweichung in der Relativionenkonzentration von der Meerwasser-Norm in den binnenländischen Brackwässern wie auch in den Binnenmeeren besitzt demnach wohl keine übermässig grosse ökologische Bedeutung für die euryhalinen Limnobien.

2. *Meeresorganismen im marinen und binnenländischen Brackwasser.*

Anders als mit den Limnobien verhält es sich mit dem Eindringen von Meeresorganismen in das binnenländische Brackwasser. Zwar ist, wie sich an verschiedenen Beispielen zeigen lässt, die existenzökologische Voraussetzung für das Leben euryhaliner Meeresorganismen in binnenländischen Brackwässern durchaus gegeben. Es bestehen aber im allgemeinen so starke Verbreitungsschranken zwischen dem Meer und den binnenländischen Brackwässern, dass ein Eindringen von marinen Formen nur selten in Betracht kommt. Wie das Vorkommen von euryhalin-marinen Organismen in den Reliktmeeren des pontokaspischen Gebietes, die eine spezifische vom ozeanischen Wasser abweichende Relativionen-Zusammensetzung besitzen, zeigt, wären die binnenländischen Salzgewässer wohl grossenteils hinsichtlich des Salzgehaltes geeignete Lebensstätten für euryhalin-marine Organismen. Allerdings darf nicht vergessenwerden, dass in einzelnen binnenländischen Brackwässern auch andere ökologische Faktoren wie Temperatur, Strömung, Substratverhältnisse, räum-

liche Begrenzung des pelagischen Wasserraumes und anderes mehr bestimmte marine Organismen von der Besiedlung ausschliessen können. Auch stenohalin-marine Organismen sind im Binnenlande nicht zu erwarten, da die Salzgehalte der meisten binnenländischen Salzwässer vom Salzgehalt des Meerwassers abweichen bzw. allzu sehr schwanken.

Euryhalin-marine Ciliaten, z. B. der Gattung *Tintinnopsis* findet man ausser dem ozeanischen Küstengebiet auch im Kaspimeer (BEHNING 1940). Von Binnensalzgewässern liegen jedoch keine Fundangaben vor.

Es fehlen im Binnenlande euryhalin-marine Cnidaria wie *Clava multicornis*, *Laomedea lovenii*, *Aurelia aurita* und *Pleurobrachia peleus*. Auch euryhaline Meeres-Turbellarien, von denen AX (1956) viele Arten für das Ostseegebiet angibt, fehlen im Binnenland.

Von Rotatorien führt HAUER (1925) für die Oldesloer Salzgewässer zwei Arten an, die als marin gelten können, nämlich *Encentrum marinum*, und *Colurella dicentra*. Von einer Reihe bekannter Meeres-Nematoden kennt man im Binnenland lediglich *Theristus setosus* aus dem Oldesloer Brackwasser. Die marinen Mollusken, die mit einer Reihe von Arten in der Ostsee bis ins Oligohalinikum vordringen, fehlen dem Binnenland. Auch hier spielen wohl Verbreitungshindernisse eine Rolle und nicht Abweichungen im Chemismus, denn *Cardium edule* kommt z. B. auch im Kaspimeer (BEHNING 1940) und im Aralmeer (BEHNING 1933) vor.

Vertreter der marinen Cladoceren-Gattungen *Evadne* und *Podon* sind wiederum aus dem Binnenland nicht bekannt. Jedoch sind sie in Binnenmeeren des pontokaspischen Gebietes vertreten. *Evadne trigona* fand sich im Kaspimeer (TSCHUGUNOFF 1921) sowie im Tschalkarsee (BEHNING 1928), *Evadne camptonyx* kennt man aus dem Aralmeer (BEHNING 1933) und aus dem Kaspimeer (TSCHUGUNOFF 1921). Hier sind auch speziell pontokaspische marine Gattungen wie *Cercopagis* und *Apagis* vertreten.

Ebenfalls vermisst man im Binnenland euryhalin-marine Copepoden, besonders die verschiedenen Calanoiden. Auch über marin-euryhaline Ostracoden, wie z. B. aus den Gattungen *Leptocythere*, *Heterocyprideis* und *Cytherois* ist im Binnenlande nichts bekannt. Ebenso verhält es sich mit euryhalinen Meeres-Amphipoden und -Isopoden.

Von den marinen Insekten ist die Gruppe der Clunonariae (Chironomidae) auf Meer- und marines Brackwasser beschränkt. Wiederum findet man Vertreter der Gattung *Clunio* aus dieser Gruppe jedoch auch im Kaspimeer. Von den Salzwasser-Coleopteren der Nord- und Ostseeküste zählt VON LENGERKEN (1929) 47 Arten auf, die ausschliesslich das Meeresufergebiet bewohnen und nicht im Binnenland vorkommen, darunter die Hydrophiliden *Ochthebius auriculatus*, *Cercyon litoralis* und *C. depressus* sowie viele Staphyliniden und Carabiden. Die Arten sind wohl überwiegend euryhalin, lediglich die Chrysomelide *Hae-*

monia mutica kann als echte Brackwasserart gelten. Andererseits zählt von Lengerken 38 halobionte Coleopteren auf, die an der Meeresküste sowie an Salzstellen im Binnenland auftreten. Zwei halobionte Dytisciden, *Coelambus enneagrammus* und *C. lautus* scheinen ausschliesslich im Binnenland vorzukommen.

Von den zahlreichen marinen Algen, die z. T. bis ins Oligohalinikum ins Brackwasser gehen, findet man so gut wie keine Vertreter in den Binnensalzgewässern. Lediglich die Gattung *Enteromorpha* und *Vaucheria* ist im Binnenland häufiger vertreten, so in Oldesloe (Koppe 1925), wo *Vaucheria Thuretii* sowie vier *Enteromorpha*-Arten gefunden wurden. Auch in der Werra ist *Enteromorpha intestinalis* in der Versalzungszone überall vertreten. Allerdings werden eingehendere Untersuchungen der Algenflora binnenländischer Standorte sicher eine grössere Artenliste mariner Formen im Binnensalzwasser erbringen (Vgl. S. 207).

Selbst wenn man die Mikroflora betrachtet, fällt auf, dass euryhaline Meeresformen im Binnenlande selten sind. Aus den Oldesloer Salzgewässern wurden schon das Auftreten von *Achnanthes brevipes* erwähnt (Hustedt 1925). Auch bei der Untersuchung der westfälischen Salzgewässer wurden nur zwei Arten dieser Gruppe aufgefunden, *Gomphonema exiguum* und *Navicula longirostris* (Budde 1932). In der Werra treten überhaupt keine marinen Diatomeen auf, im Sperenberger Salzgebiet ebenfalls nur *Achnanthes brevipes* in der Brackwasservarietät *intermedia* (Kolbe 1927). Hingegen beträgt der Anteil der euryhalin-marinen Diatomeen im Kaspimeer unter 140 verzeichneten Formen ca. 20 % (Kisselew 1940). Verschiedene Arten der Gattungen *Mastogloia*, *Gyrosigma*, *Coscinodiscus*, *Chaetoceros* und *Grammatophora* sowie andere Arten, die aus dem Meere bekannt sind, treten hier auf. Auch die Peridineenflora setzt sich im Kaspimeer zu ca. 50 % aus marinen Formen zusammen.

Insgesamt gesehen muss also das Auftreten von marinen Organismen in binnenländischen Salzgewässern als Ausnahme angesehen werden. Dies gilt jedoch nicht für die binnenländischen Brackwassergebiete, die Teile eines ehemals grösseren Meeresgebietes darstellen.

3. *Spezifische Brackwasserorganismen im binnenländischen und marinen Brackwasser.*

Die spezifischen Brackwasserorganismen sind in ihrem Vorkommen auf das Brackwasser beschränkt, kommen also nicht im Süsswasser und im Meerwasser vor oder haben, wenn man die Definition weiter fasst, ihre Hauptentfaltung im Brackwasser. Auch die Verbreitung dieser ökologischen Gruppe ist im Binnenlande in den Brackwässern sehr eingeschränkt.

Von den Cnidaria tritt *Cordilophora caspia*, die in marinem Brackwasser von 1-15 ‰ S vorkommt, im Binnenlande in der Werra auf. Die Brack-

wasserfamilie der Moerisidae fehlt im Binnenlande, jedoch kommt *Moerisia pallasi* im Kaspimeer vor (TSCHUGUNOFF 1921).

Die zahlreichen Arten der marinen Brackwasser-Turbellarien (AX 1951, 1954, 1954 a, 1956, 1956 a) fehlen dem Binnenlande. Hier findet man nur *Macrostomum appendiculatum* (Oldesloe). Die Art ist jedoch wohl als holeuryhalin zu bezeichnen (AX 1956).

Spezifische Brackwasser-Rotatorien des Ostseeplanktons wie *Keratella eichwaldi*, *K. tecta*, *Synchaeta monopus*, *S. litoralis* und *S. baltica* fehlen offenbar im Binnenland. Zwei benthische spezifische Brackwasserarten des Meeres, *Proales similis* und *Euchlanis plicata* führt HAUER (1925) für die Oldesloer Salzgewässer an.

Marine Brackwasser-Nematoden scheinen, soweit untersucht im Binnenlande häufiger aufzutreten. SCHNEIDER (1925) nennt aus Oldesloe die Arten *Adoncholaimus thalassophygas*, *Microlaimus globuliceps*, *Dichromadora geophila* und *Eurystomina terricola*, die hier an Individuenzahl etwa 90 % aller aufgefundenen Nematoden bestritten.

Von den Brackwasser-Gastropoden ist im Binnenlande *Hydrobia ventrosa* aus dem Mansfelder See (ZACHARIAS 1889) und *Potamopyrgus cristallinus carinatus* aus der Werra zu nennen.

Unter den Crustaceen haben die Copepoden eine Anzahl von Brackwasserarten ausgebildet, unter den Calaniden z. B. *Limnocalanus grimaldii*, der aus der Ostsee und dem Kaspimeer bekannt ist (TSCHUGUNOFF 1921). Auch die Brackwassergattung *Popella* ist zwar aus dem Kaspimeer (TSCHUGUNOFF), jedoch nicht sonst aus dem Binnenland bekannt. Von den recht zahlreichen Brackwasserharpacticiden kommt immerhin eine Reihe von Arten in binnenländischen Salzgewässern vor. Aus Oldesloe meldet KLIE (1925) *Schizopera longicauda*, *Nitocra simplex*, *Mesochra rapiens*, *Wolterstorffia confluens* und *Laophonte mohammed*. *Nitocra simplex* ist ausserdem aus den Salzgewässern Westfalens (SCHMIDT 1913) und der Kirgisensteppe (BEHNING 1926) bekannt. Von hier verzeichnet BEHNING auch *Schizopera longicauda*. BORUTZKI (1926) gibt die Art auch für den Eltonsee an. *Laophonte mohammed* tritt im Kaspimeer und im Aralmeer auf (TSCHUGUNOFF 1921). Weitere Arten sind ausser im Küstenbrackwasser nur in den Binnenmeeren verbreitet, so *Wolterstorffia blanchardi* im Kaspimeer, im Aralmeer (TSCHUGUNOFF 1921) und im Eltonsee (BORUTZKI (1926) und *Mesochra aestuarii* im Kaspimeer (BEHNING 1937). Von den Ostracoden findet man marine Brackwasserformen ebenfalls im Binnenlande, so in Oldesloe (KLIE 1925) die Arten *Cyprideis litoralis*, *Cytheridea torosa* und *Cyprinotus salinus*, die letzte Art auch in Westfalen (SCHMIDT 1913). Alle diese Arten kommen auch im Tschalkarsee (BRONSTEIN 1929) vor, ausserdem hier auch *Cypridopsis aculeata*. *Cytheridea torosa* und *Cyprinotus salinus* sind auch aus dem Kaspimeer bekannt (TSCHUGUNOFF 1921). Allerdings müssen *Cyprideis litoralis* und *Cyprinotus salinus* wohl als holeuryhalin gelten. In Westfalen wurde *Cyprinotus salinus* bei ca. 60 ‰ S gefunden.

Die zahlreichen marinen Brackwasser-Isopoden und -Amphipoden des Küstengebietes sind im Binnenlande nicht verbreitet. Eine Ausnahme bildet der nahezu holeuryhaline *Gammarus duebeni*, der in Irland z. B. im Süsswasser weit verbreitet ist (HYNES 1955).

Von den im Brackwasser lebenden Insekten dürfte wohl nur der geringste Teil aus echten Brackwasserorganismen bestehen. REMMERT (1955) betrachtet die Chironomiden *Eucricotopus atritarsis* und *Chironomus halophilus* als Brackwasserformen. *Eucricotopus atritarsis* kommt ausser am Ostseestrand auch in westfälischen Salzgewässern vor. Das ökologische Salzspektrum reicht nach Angaben von SCHMIDT (1913), THIENEMANN (1954) und REMMERT (1955) von 4-18 ‰ S, das von *Chironomus halophilus*, der im Ostseegebiet (JOHNSON 1946), im Ringköbing Fjord (SÖGAARD-ANDERSEN 1949), im Schwarzen Meer und im Varnasee (STRENZKE 1951) und im Binnenland in Oldesloe (THIENEMANN 1925) vorkommt, von 5-29 ‰ S. Soweit Salzgehaltsangaben vorliegen, kommt *Culicoides salinarius* von 7-27 ‰ S vor und *Chironomus salinarius* bis zu 21 ‰ S. *Culicoides salinarius* ist ausserhalb des Küstengebietes in Oldesloer und Westfälischen Brackwässern sowie aus Abwässern der Kaliindustrie in Thüringen bekannt (SCHMIDT 1913, THIENEMANN 1925, 1954). *Chironomus salinarius* ist marin aus der Ostsee (SÖGAARD-ANDERSEN 1949), aus dem englischen Küstengebiet (NICOL 1935), von der Adria (VATOVA 1951), vom Schwarzen Meer und dem Varnasee (CASPERS 1950, STRENZKE 1951) sowie auch aus dem Kaspimeer (BEHNING 1940) bekannt. Daneben meldet SCHMIDT (1913) das Vorkommen in binnenländischen Salzwässern in Westfalen. Es bleibt jedoch abzuwarten, ob alle diese Formen nicht auch höhere Salzgehalte, u. U. bis zu hyperhalinen Konzentrationen ertragen. Dies ist jedenfalls bei einer Reihe von anderen Chironomidenarten, die im marinen und binnenländischen Brackwasser vorkommen, der Fall. So kommt die Art *Culicoides riethi* im Meeresküstengebiet, z. B. in England (EDWARDS 1931) sowie auch im Salzwasser Westfalens vor, und zwar zwischen 5 und 62 ‰ S. *Dasyhelea diplosis*, die ebenfalls von der englischen Meeresküste sowie im Binnenland aus westfälischen Salzgewässern und aus Kaliabwässern in Thüringen bekannt ist, fand sich zwischen 7-70 ‰ S (THIENEMANN 1954). *Trichocladius vitripennis*, eine der meist verbreiteten Arten der Nord- und Ostsee, kommt ebenfalls in Westfalen vor und wurde auch in Binnensalzgewässern bei Stassfurth bei Salzgehalten bis zu 70 ‰ S gefunden. Wahrscheinlich handelt es sich also bei dieser ganzen Gruppe nicht um echte Brackwasserarten, sondern um euryhaline Formen, die Brack- und Salzwasser bevorzugen. Gelegentliches Vorkommen im Süsswasser wie z. B. bei *Chironomus halophilus* und *Ch. salinarius* (THIENEMANN 1954) lässt darauf schliessen, dass es sich u. U. um holeuryhaline Organismen handelt mit starkem Verbreitungsschwerpunkt im Salzwasser. Wahrscheinlich gilt ähnliches von den Salzwasserarten insbesondere der Gattungen *Culicoides* und *Dasyhelea*, die aus Binnenlandstandorten in Palestina (MACFIE 1933) oder aus Kalifornien (WIRTH 1952) angegeben wurden.

Die Fische haben spezifische Brackwasserformen besonders im pontokaspischen Raum ausgebildet. Solche Formen sind in den zentralasiatischen Binnenmeeren reichlich verbreitet.

Von den Pflanzen sind die spezifischen Brackwasser-Diatomeen reichlich im Binnenlande vertreten. In Oldesloe (HUSTEDT 1925) sind es z. B. die Arten *Achnanthes delicatula, Navicula elegans, N. crucicula, N. peregrina, N. pygmaea, N. salinarum, Nitzschia hungarica, Pleurosigna salinarum, Synedra pulchella.* Auch im Sperenberger Salzgebiet (KOLBE 1927), in westfälischen Salzgewässern (BUDDE 1932) und in der Werra (SCHEELE 1956) sind neben indifferenten und halophilen Arten zahlreiche Brackwasserarten (Mesohalobien) vorhanden. Ebenfalls hoch ist der Anteil der Brackwasserformen der Diatomeen in den Binnenmeeren. Im Kaspimeer (KISSELEW 1940) liegt er bei 36 ‰ und ist damit ebenso hoch wie der Anteil der indifferenten Formen. Euryhalinmarine Formen sind hier nur mit 19 % und halophile Arten mit 9 % vertreten.

Über Brackwasser-Peridineen liegen zu wenig Angaben zur Beurteilung der Verhältnisse aus dem Binnenland vor. Im Kaspimeer sind sie mit 50 % Anteil an den auftretenden Peridineen vertreten (KISSELEW 1940).

Auch nicht so eingehend untersucht sind die Cyanophyceen, deren Vertreter im Brackwasser jedoch aus vorwiegend indifferenten Formen zu bestehen scheinen. Auch hier können Brackwasserformen, soweit sie vorhanden sind, sowohl in marinem als auch in binnenländischem Brackwasser auftreten. *Oscillatoria margaritifera* findet sich z. B. in der Ostsee, daneben im Kaspimeer (KISSELEW 1940) sowie auch im Oldesloer Brackwasser (KOPPE 1925). Auch *Anabaena torulosa*, eine euryhaline Salzwasserform, fand sich in Oldesloe. Auch *Lyngbia aestuarii*, die allerdings auch im Süsswasser vorkommt, findet sich im marinen Küstenbrackwasser, in den Salzgewässern von Oldesloe sowie auch im Kaspimeer.

Von Grünalgen findet sich *Vaucheria dichotoma* vorzugsweise im Brackwasser des Meeres wie auch im Binnenland (Oldesloe, Sperenberg). Sie bildet hier wie dort ausgedehnte Rasen auf schlickigem Grund. Auch im Kaspimeer ist *Vaucheria* spec. (ster.) vertreten (KISSELEW 1940).

Die eingehende Durchforschung mitteldeutscher Salzstandorte durch RIETH (1956) erbrachte auf engem Raum den Nachweiss der *Vaucheria*-Arten *V. dichotoma, sescuplicaria, hamata* forma *salina, synandra, intermedia, litorea, thuretii* und *medusa*, alles Arten, die im Brack- und Salzwasser der Meeresküste vorkommen, wobei dahingestellt bleiben muss, ob die Arten nicht teils besser als euryhalin-marine Formen bezeichnet werden müssen. Man darf daher annehmen, dass eine gründlichere Durchforschung der Algenflora im binnenländischen Salzwasser weitere Arten mariner Herkunft bzw. aus dem marinen Brackwasser aufzeigen wird.

Unter den Characeen gibt es eine Anzahl von Brackwasserformen (LEVRING 1940). Von ihnen tritt z. B. *Chara crinita* und *Chara foetida* im Brackwasser von Oldesloe auf (SONDER 1925).

Von höheren Pflanzen aus dem Küstenbrackwasser kommt *Ruppia maritima* gelegentlich an salzhaltigen Stellen des Binnenlandes vor (GLÜCK 1936). *Zannichellia palustris,* die auch in Oldesloe anzutreffen ist, muss hingegen als holeuryhalin gelten. *Ruppia* und *Zannichellia* kommt neben *Zostera nana* auch im Kaspimeer vor.

Insgesamt gesehen ist also auch die Zahl der im binnenländischen Brackwasser auftretenden marinen spezifischen Brackwasserarten recht gering. Nur solche Organismen, die einen offenbaren Verbreitungsschwerpunkt im Brackwasser haben, in Wirklichkeit aber als holeuryhalin angesprochen werden müssen, insbesondere also Vertreter aus den Gruppen der Insekten, der Rotatorien und niederen Crustaceen, zeigen gleichermassen eine Verbreitung im marinen wie im binnenländischen Brackwasser. Dasselbe gilt auch für die Brackwasserdiatomeen (Mesohalobien).

4. *Zusammenfassende Betrachtung der biologischen Verhältnisse in den binnenländischen im Vergleich zu den marinen Brackwässern.*

Die vorstehende vergleichende Betrachtung der biologischen Besiedlungsverhältnisse in marinen und binnenländischen Brackwassern hat gezeigt, dass einerseits eine weitgehende Übereinstimmung in beiden Gruppen von Gewässern hinsichtlich der euryhalinen Limnobien besteht. Andererseits liegt ein bemerkenswerter Unterschied durch das Fehlen der meisten marin-euryhalinen oder marinen Brackwasserarten im Binnenlande vor. Da die letzten beiden Gruppen in denjenigen binnenländischen Salzgewässern, die aus einem ehemaligen ozeanischen Randmeer entstanden sind, wie die pontokaspischen Binnenmeere, ziemlich reichhaltig vertreten sind, so erweist es sich, dass verbreitungshistorische Faktoren für diesen Unterschied verantwortlich sind. Sicher nicht entscheidend für diese Differenz ist die Abweichung der relativen Ionenkonzentrationen der binnenländischen Salzgewässer von der des Meerwassers, da auch die Binnenmeere darin sehr stark davon abweichen.

Der Ausbreitung der marin-euryhalinen und thalassogenen spezifischen Arten des Brackwassers sind in vielen Fällen dadurch Grenzen gesetzt, dass die Verbreitung im Larvenstadium an einen grossen pelagischen Wasserraum gebunden ist. Die Ausbreitung der Limnobien ist hingegen vielfach begünstigt, indem die Organismen zum Teil Dauerstadien ausbilden oder flugfähig sind.

Bemerkenswert für die Beurteilung der Verhältnisse ist auch die Tatsache, dass in verschiedenen Gruppen von Süsswasserorganismen spezifische Brack- und Salzwasserformen ausgebildet worden sind. Dabei wurde in den meisten Fällen eine extreme Euryhalinie erworben, die diese Organismen vielfach befähigt, selbst hyperhaline Salzkonzentrationen zu ertragen. Andererseits ist die Toleranz gegenüber reinem Süsswasser meist erhalten geblieben. Zum grossen Teil wurden solche Arten bereits bei der Aufzählung der euryhalinen Limnobien abgehandelt, so die Rotatorien *Brachyonus plicatilis*, *Pedalia oxyure*, *Notholca*

striata, *Keratella quadrata*, der Oligochaet *Nais elinguis*, die Crustaceen *Chydorus sphaericus*, *Cyclops viridis* und *Arctodiaptomus salinus*, die Chironomiden *Simplecta stictica*, *Dasyhelea flavicentris* und *Culicoides nubeculosus* sowie die Strotiomyiden *Nemotelus notatus*, *Stratiomya furcata* und *Odonthomya viridula*. Bei den Ephydridae wären ergänzend zu den *Ephydra-Arten* noch die euryhalinen Arten *Scatella stagnalis* und *S. subguttata* sowie *Caenia palustris* zu verzeichnen, die in den Oldesloer Salzwässern auftreten (Thienemann 1925). *Scatella subguttata* spielt auch in den Ostseewatten eine Rolle. Holeuryhalin sind auch die Culiciden *Aedes dorsalis* (0-102 ‰ S) und A. salinus (0-52 ‰ S), beide in den Oldesloer Salzgewässern verbreitet (Thienemann 1925) sowie auch im Küstenbrackwasser.

Die meisten dieser Arten bevorzugen das Brack- und Salzwasser derart, dass sie in der Literatur durchweg als halophil oder sogar halobiont bezeichnet werden. Aus demselben Grund galten eine Reihe weiterer Arten als spezifische Brackwasserformen wie z. B. die Crustaceen *Gammarus duebeni*, *Cyprideis litoralis*, ferner *Culicoides salinarius* und andere Chironomiden, die im vorigen Kapitel aufgeführt wurden. Von den Rotatorien sind hier noch die holeuryhalinen Formen *Encentrum marinum*, *Colurella colurus* und *C. adriatica* nachzutragen, die alle in Oldesloe angetroffen wurden (Hauer 1925). Hauer fasst *Encentrum marinum* noch als rein marine Art auf. Die Arten treten sonst marin oder im marinen Brackwasser auf, *Colurella colura* übrigens auch im Kaspimeer (Tschugunoff 1921).

Wie man sieht, bildet die Gruppe der holeuryhalinen Organismen eine wesentliche Komponente der binnenländischen Brackwasserbesiedlung, die auch zugleich im marinen Brackwasserbereich vertreten ist. Besonders hyperhaline Gewässer im Binnenland und an den Küsten sind in ihrer Besiedlung durch sie charakterisiert, während hier nicht holeuryhaline thalassogene Formen so gut wie gar nicht vertreten sind.

Dagegen findet man im binnenländischen Salzwasser auch Vertreter der wenigen thalassogenen holeuryhalinen Arten. Erwähnt wurde bereits der Nematode *Theristus setosus*. Auch das Rotator *Gyratrix hermaphroditus* wurde ausser dem marinen Salz- und Brackwasserbereich an binnenländischen Salzstellen gefunden, daneben auch im Süsswasser (Remane 1957).

Insofern stellen also die binnenländischen Brackwässer auf Grund der allgemeinen Besiedlungsverhältnisse einen von den marinen Brackwässern und auch den thalassogenen Binnenmeeren abweichenden Typus dar. Die Frage, ob die binnenländischen Salzgewässer nach ihrem Salzgehalt in ähnlicher Weise klassifiziert werden können wie die marinen, nämlich in einen oligohalinen, mesohalinen und polyhalinen Bereich, ist mit gewissen Vorbehalten wohl zu bejahen. Die Salzgehalte, die die euryhalin-limnischen Organismen tolerieren, sind im Binnenland sowie im marinen Brackwasserbereich annähernd dieselben, wenngleich eingeräumt werden muss, dass unsere Kenntnisse über die ökologische Valenz der einzelnen Arten dem Salzfaktor gegenüber vielfach wohl

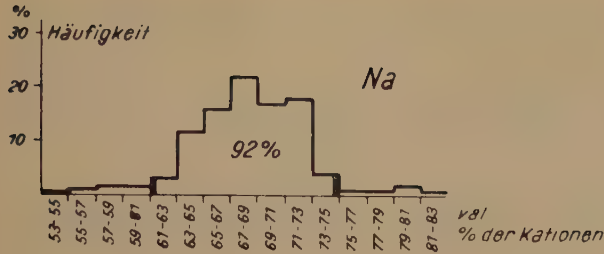
noch nicht vollständig ist. Natürlich schränkt auch der hohe Anteil holeuryhaliner Arten an der Besiedlung binnenländischer Brackwässer die Möglichkeit einer Klassifikation nach Salzgehaltsstufen ein.

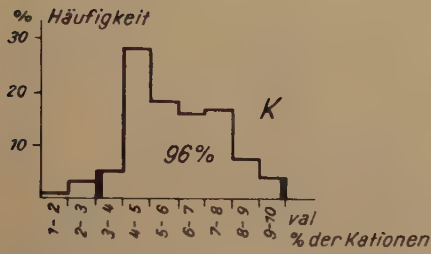
Die Festlegung bestimmter Grenzen und Einteilungsprinzipien des Brackwasserbereiches muss daher in erster Linie von den marinen Verhältnissen ausgehen. Erst an Hand der Ergebnisse der marinen Brackwasserforschung kann versucht werden, die binnenländischen Verhältnisse den marinen zuzuordnen. Umgekehrt dürfte es kaum aussichtsreich sein, Gesichtspunkte der binnenländischen Verhältnisse von vornherein in die Aufstellung einer Brackwasserklassifikation in Anlehnung an Salzgehalte, primär jedoch auf der Basis der Besiedlung, hineinzubringen.

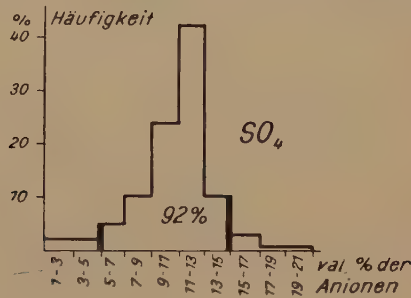
III. Ökologisch-physiologische Gesichtspunkte der Besiedlung binnenländischer Brackwässer besonders im Hinblick auf spezifische Ionenwirkung.

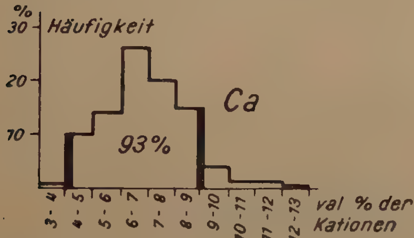
Wie bereits gezeigt wurde, sind die Unterschiede im Chemismus der betrachteten binnenländischen Brackwässer zum Teil sehr beträchtlich. Sie alle weichen ebenso wie die Binnenmeere mehr oder weniger im relativen Ionengehalt vom Meerwasser ab. Die Brackwässer von Oldesloe, der Salzkottener Graben in Westfalen und auch das Sperenberger Brackwasser besitzen einen relativen Ionengehalt ähnlich dem, welcher für den Witzenhäuser Salzbach (Tabelle 2) ermittelt wurde. Es handelt sich dabei um vorwiegend NaCl-haltige Wässer bei gleichzeitig hoher Gipshärte, während der Magnesiumgehalt gering ist. Eine ganz andere relative Zusammensetzung weist das Werrawasser sowie auch das Wasser der Wipper auf. Beide Flüsse sind durch die Abwässer der Kaliindustrie versalzen, weshalb auch die Schwankungen im relativen Ionengehalt recht beträchtlich sind (Abb. 8). Aus diesem Grund kann man hier auch nicht den Gesamtsalzgehalt wie beim marinen Brackwasser aus der Chlorinität genau bestimmen. Im Durchschnitt ist das Ionenverhältnis dieser Flüsse dem des Meerwassers viel verwandter als bei den oben erwähnten Binnenlandbrackwässern. Die Gegenüberstellung von Meerwasser und durchschnittlichem Werrawasser zeigt (Tabelle 2), dass das Werrawasser einen über doppelt so hohen relativen Kalziumgehalt besitzt und dass sein relativer Kaliumanteil etwa dreimal so hoch wie im Meerwasser ist. Bei den Anionen fällt der relativ hohe Bikarbonatanteil auf.

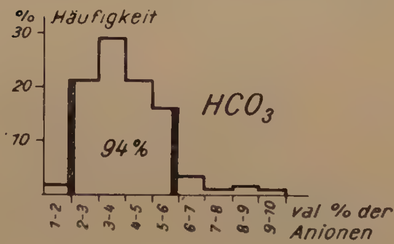
Es fragt sich also einmal, ob wesentliche Unterschiede zwischen der ökologisch-physiologischen Wirksamkeit der relativen Werrawasser-Ionenkonzentration und der des Meerwassers bestehen. Im Hinblick auf die Fischfauna ist dies sicher nicht der Fall. Die Resistenzgrenzen der an die Salzgehalte der Werra adaptierten Süsswasserfische sind uns gut bekannt, da es vor einigen Jahren durch Überschreitung der Salzgehalte über das erträgliche Mass zu

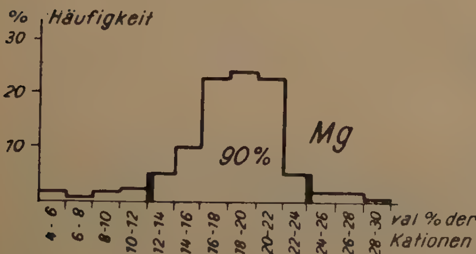


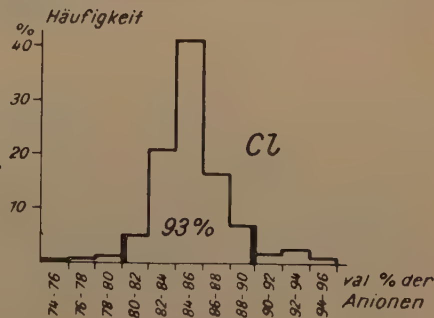












Häufigkeit der relativen Ionen-Konzentrationen im Dezember 1953 - Oktober 1954

(ca 230 Proben)

ABB. 8. - Schwankungen der relativen Ionenkonzentrationen im Wasser der unteren Werra nach SCHMITZ 1956.

einem Fischsterben kam. Das Fischsterben wurde beim Überschreiten der Salzgehalte auf über 12 ‰ S ausgelöst (Abb. 9). Einige stärker euryhaline Süsswasserarten wie *Perca fluviatilis*, *Lucioperca sandra*, *Anguilla anguilla* und die Salmoniden wurden dabei verschont. Durch experimentelle Überprüfung der mutmasslichen Resistenzgrenzen betätigte sich, dass das Fischsterben tatsächlich durch allzu stark erhöhte Salzkonzentration eingetreten war.

Bei solchen experimentellen Resistenzuntersuchungen von Fischen, die an Werrasalzgehalte von ca. 6 ‰ S monatelang adaptiert waren, trat nun eine Schädigung der einzelnen Arten in synthetischem Werrawasser etwa beim gleichen absoluten Salzgehalt ein wie in synthetischem Meerwasser. Das Wer-

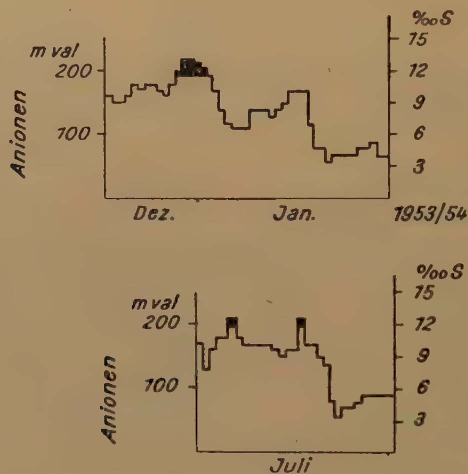


ABB. 9. - Salzgehalte und Fischsterben (29. Dez. - 2. Jan.) in der unteren Werra nach SCHMITZ 1956.

rawasser erweist sich also, obwohl. z. B. seine relative Kaliumkonzentration die des Meerwassers um ein Beträchtliches überschreitet, als ein physiologisch-ökologisch ebenso günstig equilibriertes Lösungsgemisch. Bei Versuchen mit *Abramis brama* wurde die Verträglichkeit von Werrawasser, dessen Kaliumgehalt auf 5 % der Gesamtionenkonzentration zusätzlich erhöht worden war, also auf das Doppelte des Normalen, nur von 230-250 mval/l auf 200 mval/l herabgesetzt, bei *Perca fluviatilis* überhaupt nicht (SCHMITZ 1956).

Geprüft wurde in diesen Versuchen die kurzfristige Resistenza in 24 Stunden, in vielen Fällen aber auch die Resistenz über Zeitspannen von vielen Wochen. Ergänzt wurden diese Versuche durch Stoffwechsel-Untersuchungen (O_2-Verbrauch und Atemfrequenz), wobei sich zeigte, dass bei Überschreitung der Resistenzgrenze Anomalien auftraten, die der Fisch nicht mehr regulieren konnte und die zur Einstellung des Stoffwechsels führten (Abb. 10, 11).

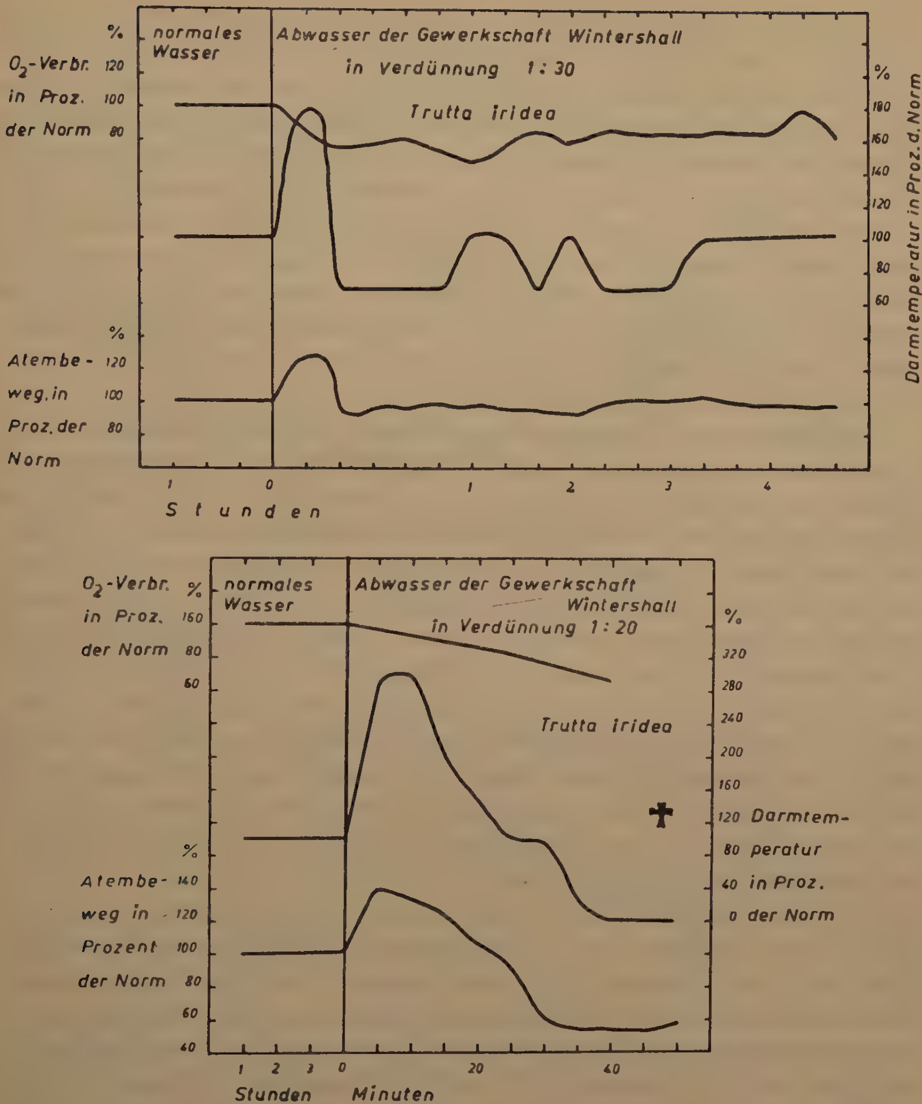


Abb. 10. - Stoffwechselverhalten der Regenbogenforelle in verdünntem Salzabwasser der Kaliindustrie nach Halsband. Letalzeit 50 Minuten (+).

Wenn die relative Ionenkonzentration des Werrawassers und des Meerwassers noch eine gewisse Ähnlichkeit hat, so trifft dies für die relative Ionenkonzentration vom Typ des Witzenhäuser Salzbaches nicht mehr zu. Dass selbst in einem solchen Falle das physiologische Verhalten von Organismen kein völlig anderes ist, zeigen unsere Untersuchungen an *Gammarus pulex pulex*. Die für die Versuche benutzten Gammariden entstammten zwei Neben-

bächen der Werra, dem Gertenbach, einem relativ kalkreichen Süsswasserbach und dem Salzbach mit ca. 5,5 ‰ S, dessen relative Ionenkonzentration bereits beschrieben wurde (Tabelle 2). Beide Populationen wurden zunächst in Wasser ihres Standortes gehältert und nach einiger Zeit in verschiedene synthetische Salzmedien überführt. Die relative Zusamensetzung dieser Medien war einmal die des Meerwassers, ferner die des Werrawassers und schliesslich die einer in kalkreichem Leitungswasser angesetzten Natriumchloridlösung. Ausserdem wurden den Salzbach-Gammariden durch mehrere Monate langes Verdunstenlassen des Salzbachwassers an höhere Salzkonzentrationen adaptiert (auf 12 ‰ S). Es wurde dann die mittlere Letalzeit dieser verschiedenen Gammariden in Abhängigkeit von der Salzkonzentration der einzelnen Medien ermittelt. Dabei stellte sich folgendes heraus (Abb. 12):

Die Resistenz aller Gammaridenpopulationen war im Meerwasser und im Werrawasser sehr ähnlich; wesentlich geringer war sie in Natriumchloridwasser. Dies stimmt mit den Beobachtungen von HIRSCH (1914) überein, der in der Wipper und in ihren Nebenbächen beobachtete, dass die Tierwelt im Wasser mit einer stärker ausgeglichenen Ionenrelation reichhaltiger war als in Wasser mit überwiegendem Natriumchloridgehalt, selbst wenn hier die Salzkonzentrationen geringer waren. Auch bei unseren Versuchen an *Abramis brama* und *Perca fluviatilis* zeigte sich, dass die Resistenzgrenze in Werrawasser und Meerwasser höher als in reiner Natriumchloridlösung lag (SCHMITZ 1956). Unterschiede in der Resistenz bei verschiedenen Relativionenkonzentrationen fanden auch BIRSTEIN und BELIAEV (1946) für *Dykerogammarus haemobaphis* im Balkaschsee- und Aralmeerwasser. Beim Balkaschseewasser handelt es sich um ein extrem karbonat- und sulfathaltiges Wasser mit relativ hohem Kalium- und geringem Kalziumanteil (Tabelle 2).

Die universelle Bedeutung der Gesamtionenkonzentration zeigt sich jedoch deutlich am Verhalten der Salzbachgammariden in unserem Experiment. Diese an höhere Natriumchloridkonzentrationen adaptierten Krebse erwiesen sich nicht nur in Natriumchloridlösung resistenter als die nicht adaptierten sondern auch gegenüber Werrawasser und Meerwasser. Es ist daher wahrscheinlich, dass sich die Organismen bei hinreichend langsamer Gewöhnung an höhere Salzkonzentrationen in erster Linie an höhere osmotische Gesamtsalinität in gewissen Grenzen ohne Rücksicht auf relativen Ionengehalt adaptieren.

Die Resistenzversuche mit *Gammarus pulex* machen es auch wahrscheinlich, dass es sich bei der resistenteren Salzbachpopulation gegenüber der weniger resistenten Gertenbachpopulation um reine Adaptationen handelt, allenfalls um Dauermodifikationen, jedoch nicht um physiologische Rassen. Denn, wie sich zeigen liess, kann auch der Salzbachgammarus durch Adaptation noch resistenter gemacht werden. Eindeutigen Aufschluss würde freilich erst ein genetisches Experiment ergeben.

Bei der besonders guten Verträglichkeit von Wasser mit der relativen Ionenzusammensetzung des Meerwassers handelt es sich sehr wahrscheinlich

um eine Anpassungserscheinung, die sich bei vielen Organismen im Laufe der Entwicklungsgeschichte eingestellt hat. Hinweise dafür finden sich in vorläufigen Ergebnissen von Untersuchungen meines Mitarbeiters Dr. G. W. FUHS an Brackwasserplanktonalgen der Werra (Vgl. auch SCHMITZ 1955). Hier wurde für die dominanten Formen *Thalassiosira fluviatilis*, *Cyclotella Meneghiniana*

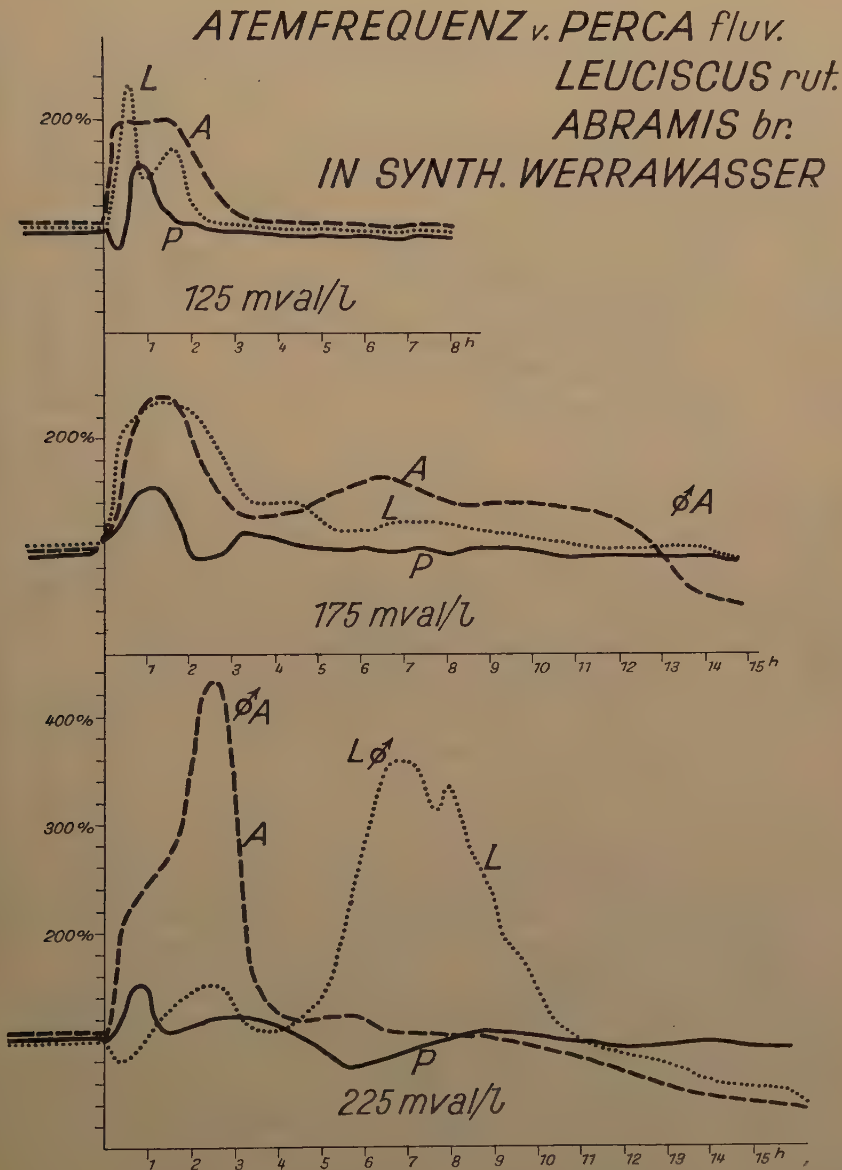


ABB. 11. - Stoffwechselverhalten von Süsswasserfischen in synthetischem Werrawasser. (ø = Gleichgewichtsstörung).

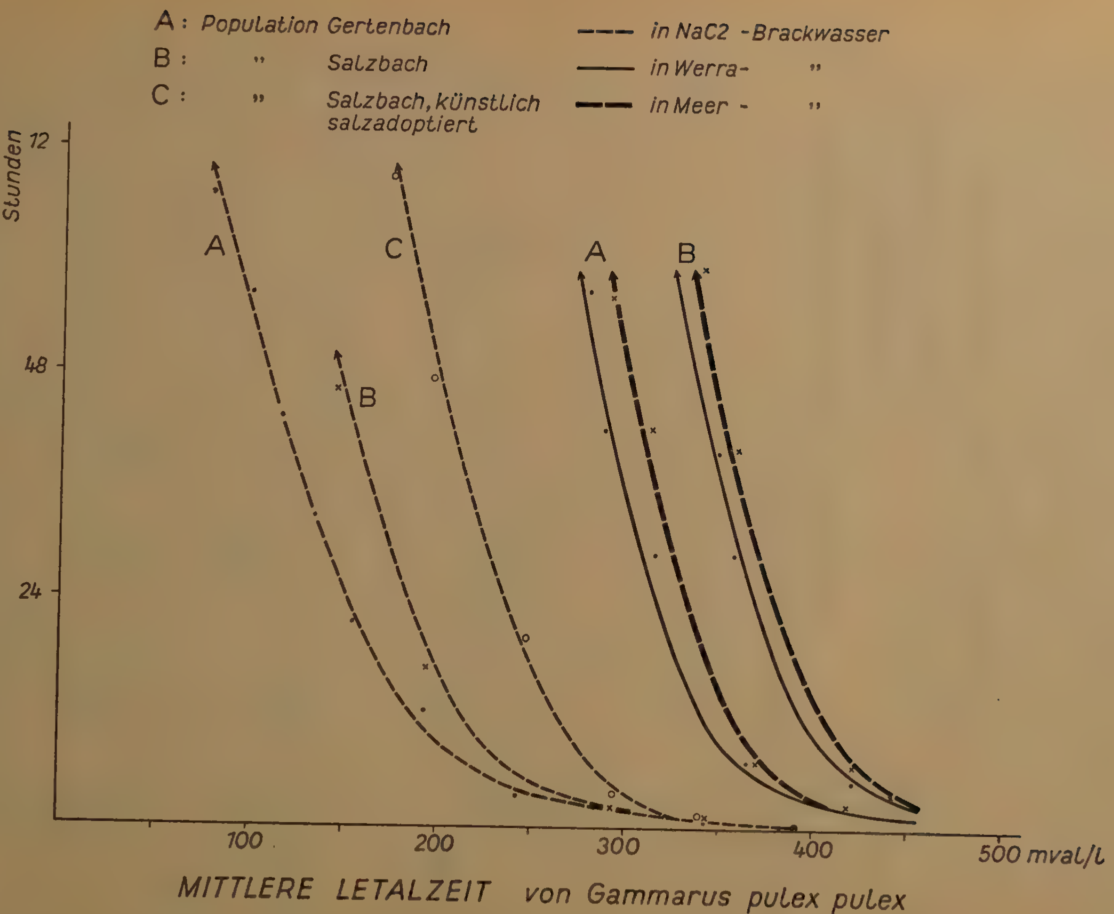


Abb. 12. - Resistenz von *Gammarus pulex* in Salzwasser verschiedener Ionenkomposition und Einfluss der Adaptation.

und *C. nana* das Salzgehaltsoptimum der Entwicklung in synthetischem Werrawasser von konstanter Relativionen-Zusammensetzung ermittelt (Abb. 13). Dabei zeigte es sich, dass die Algen eine ziemlich breite Optimumsphase besassen, was in noch stärkerem Masse bei den von BRAARUD (1951) für verschiedene Meerwasserflagellaten ermittelten Salzoptimumskurven gilt. Auffällig war weiterhin, dass sich bei unseren Versuchen für *Cyclotella Menghiniana* eine vermut-

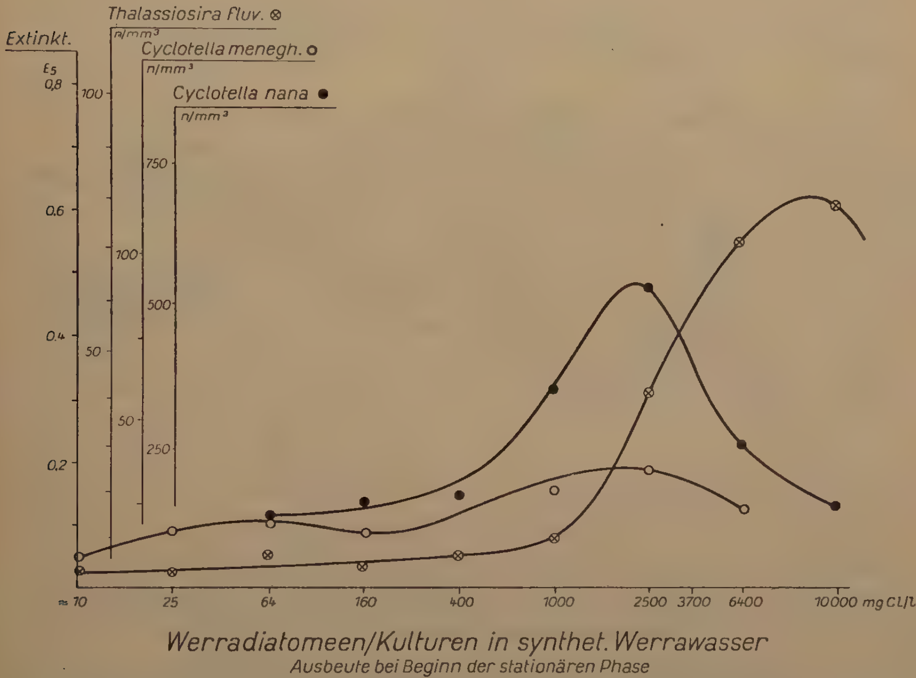


ABB. 13. - Abhängigkeit der Vermehrung von Diatomeen vom Salzgehalt (Synthetisches Werrawasser).

lich zweigipflige Kurve ergab. Da es unwahrscheinlich ist, dass zwei verschiedene Optima durch ein und denselben Faktor hervorgerufen werden, lag die Vermutung nahe, dass es sich in Wirklichkeit bei der Variation des « Salzfaktors » um die Veränderung verschiedener komplex wirkender Faktoren handelt.

Diese Auffassung scheint durch weitere Versuche über das Salzoptimum von *Thalassiosira fluviatilis* bestätigt zu werden (Abb. 14). Die Teilungsrate dieser Planktondiatomee zeigt ein ziemlich breites Optimum in synthetischem Werrawasser etwa zwischen 100 und 300 mval/l. Setzt man nun die Sulfationenkonzentration gegenüber der Chloridionenkonzentration um die Hälfte herauf, so zeigt die Kurve der Wachstumsrate in Abhängigkeit vom Salzgehalt nunmehr ein ganz anderes Bild. Es heben sich deutlich drei Optima heraus. Ausgehend von diesen Optima sind für die beiden Kurven Stellen gleichen

Sulfatgehaltes, gleicher Anionenkonzentration und gleicher Gesamtionenkonzentration eingezeichnet. Gehen wir von der Anahme aus, dass der erste Gipfel der zweiten Kurve ein Sulfatoptimum ist, so würde dies in synthetischem Werrawasser, also bei verminderter relativer Sulfatkonzentration erst bei einem höheren absoluten Salzgehalt erreicht. Nehmen wir an, dass der letzte Gipfel der zweiten Kurve ein Optimum der Gesamt-Anionenkonzentration ist, so würde

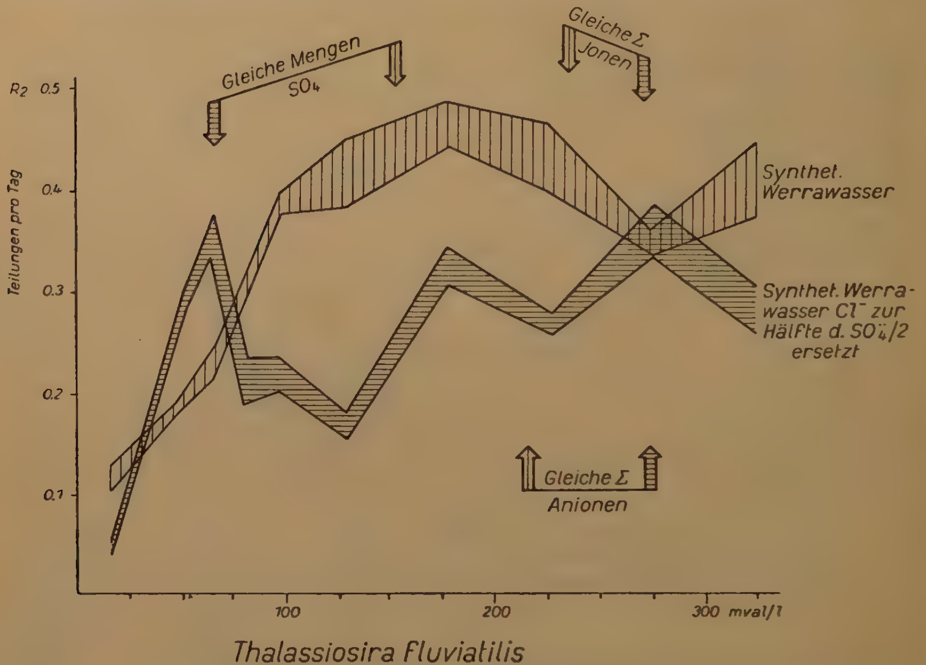


Abb. 14. - Abhängigkeit der Vermehrung von *Thalassiosira fluviatilis* vom Salzgehalt bei verschiedener relativer Ionenkomposition.

dieses Optimum in synthetischem Werrawasser bereits bei einer niedrigeren Äquivalenz der Ionen erreicht werden. Mithin könnte der breite Gipfel des Salzoptimums in synthetischen Werrawasser eine Kombination eines unabhängig voneinander wirksamen Anionen- (vielleicht auch Gesamtionen-) mit einem Sulfationenoptimum sein. Der in der Mitte liegende Gipfel der zweiten Kurve ist vielleicht ein Optimum, dass durch irgendein Kation hervorgerufen wird und das für die Kurve des synthetischen Werrawassers an derselben Stelle liegen würde, da die Kationen im Experiment nicht verändert worden sind. Dieses Optimum würde sich dann also den beiden anderen noch hinzukombinieren.

Dass diese Vorstellungen von einer weitgehend unabhängigen sich kombinierenden spezifischen Wirkung der Einzelionen und der Gesamtionenkonzentration bei den Planktondiatomeen begründet sind, liess sich überdies an

weiteren Experimenten mit *Thalassiosira fluviatilis* zeigen. Hierbei stellte sich heraus, dass sehr wahrscheinlich sowohl das Natrium sowie auch das Chloridion keine spezifische Wirkung ausübt. Auch eine starke Herabsetzung des Kalziumgehaltes vermochte die Wachstumsrate nicht zu verändern. Einen deutlichen Einfluss auf die Wachstumsrate hatte indessen die Veränderung des Kaliumgehaltes sowie auch des Magnesiumgehaltes.

Selbst wenn dies auch nur erste vorläufige Ergebnisse bei dem Versuch sind, in dieses Faktorengeflecht der ökologischen Wirkung einzelner Ionen im Wasser tiefer einzudringen, so erscheint mir ein Hinweis auf diese interessanten Aspekte angebracht.

Für einen grossen Teil der tierischen Besiedler des Brackwassers kann man aber damit rechnen, dass sie nicht derartig schlagartig auf Veränderungen im relativen Ionengehalt des Wassers reagieren, sondern dass sie in gewissen Grenzen ihre Lebensfunktionen trotz abweichender Verhältnisse in dieser Hinsicht konstant halten können. Dies aber ist die Voraussetzung dafür, dass es überhaupt möglich ist, die binnenländischen Brackwässer mit teilweise sehr stark vom marinen Brackwasser abweichender Relativkonzentration der Ionen auf ein gleiches Klassifikationssystem zu beziehen. Dass eine solche Regulationsfähigkeit vorhanden sein muss, hatte die weitgehende Übereinstimmung der limnogenen Besiedler der Brackwasserbezirke des Meeres, Binnenlandes und in den Binnenmeeren gezeigt.

Wenn sich die Frage der Klassifikation der binnenländischen Brackwässer heute noch nicht abschliessend zufriedenstellend beurteilen lässt und die Erforschung der physiologisch-ökologischen Grundlagen der Brackwasserbesiedlung im Küstengebiet und Binnenland noch äusserst lückenhaft ist, so erweist es sich doch, dass binnenländische und marine Brackwasserforschung in enger Anlehnung aneinander arbeiten sollten, da sich interessante, gemeinsame wissenschaftliche Aspekte von allgemeiner Bedeutung auf diese Weise eröffnen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Marine und binnenländische Brackwässer haben in vielen Fällen bestimmte hydrographische Charakteristika gemeinsam, wie z. B. Salzgehaltsschichtung, Fehlen einer Vollzirkulation, Horizontale Unterschiede im Salzgehalt, Ausbildung bestimmter Salzgehaltszonen und Konzentrationsschwankungen.

2. Die binnenländischen Brackwässer haben meistens eine vom relativen Ionengehalt des Meerwassers sehr abweichende Ionenzusammensetzung. Jedoch ist dies bei verschiedenen « Binnenmeeren » ebenfalls der Fall.

3. Die Unterschiede im Chemismus der binnenländischen Brackwässer sind abhängig von der Entstehungsgeschichte.

4. Es wird eine vergleichende Übersicht über das Vorkommen von Süsswasserorganismen, Meeresorganismen und spezifischen Brackwasserorganismen in binnenländischen und in marinen Brackwässern gegeben. Die binnenländischen Brackwässer sind hauptsächlich von euryhalinen Limnobien, zum erheblichen Teil dabei von holeuryhalinen

Formen besiedelt. Nur in Ausnahmefällen kommen euryhaline Meeresorganismen in binnenländischen Brackwässern vor, auch spezifische Brackwasserformen sind mit Ausnahme der Diatomeen relativ selten. In den pontokaspischen Binnenmeeren, die Bestandteil eines ehemaligen ozeanischen Randmeeres waren, ist die marine und Brackwasser-Komponente der Besiedler reichlich vertreten. Die Unterschiede in der Besiedlung dieser Binnenmeere zu anderen binnenländischen Brackwässern sind daher nicht auf ökologische Unterschiede (Ionengehalt), sondern auf verbreitungshistorische Faktoren zurückzuführen.

5. Eine Klassifikation der binnenländischen Brackwässer nach dem Salzgehalt in Anlehnung an die marine Klassifikation ist durch die unterschiedlichen Besiedlungsverhältnisse erschwert, jedoch grundsätzlich wohl auf Grund der limnogenen Komponente der Besiedlung möglich.

6. Resistenzversuche mit Süsswasserfischen und Gammarus pulex aus Süsswasser- und Brackwasser-Standorten zeigen, dass sich physiologisch Schwankungen der relativen Ionenkonzentration in Salzgemischslösungen bei Tieren nicht allzu stark auswirken. Erst bei sehr einseitigem Überwiegen einer Salzkomponente wird die Lebensfähigkeit erheblich beeinträchtigt. Eine Adaptation gegen höhere Salzgehalte vollzieht sich bei Gammarus pulex ohne Rücksicht auf die relativen Ionengehalte.

7. Die Teilungsrate von planktischen Brackwasserdiatomeen steht unter dem starkem Einfluss der spezifischen Wirkung einzelner Ionen.

RIASSUNTO

Il problema della classificazione delle acque salmastre continentali

1. Acque salmastre marine e acque continentali hanno in molti casi date caratteristiche idrografiche comuni, come per esempio la stratificazione salina, la mancanza di una circolazione completa, differenze orizzontali di salinità, formazione di zone distinte di contenuto salino e variazioni di concentrazione.

2. Le acque salmastre continentali hanno per lo più una concentrazione ionica molto diversa dal contenuto ionico relativo del mare. Tuttavia questo è pure il caso di diversi « mari interni ».

3. Le differenze nel chemismo delle acque salmastre interne sono dipendenti dalla loro genesi.

4. Vien dato una visione comparativa sulla comparsa di organismi d'acqua dolce, organismi marini e organismi specifici d'acqua salmastra nelle acque salmastre continentali e marine. Le acque salmastre continentali sono principalmente insediate da limnobii eurialini, per la maggior parte tra essi da forme oloeurialine. Soltanto in casi eccezionali compaiono nelle acque salmastre continentali organismi marini eurialini; anche forme specifiche d'acqua salmastra, ad eccezione delle Diatomee, vi sono relativamente rare. Nei mari interni Ponto-caspici, che un tempo erano parti di un mare oceanico marginale, i componenti marini e d'acqua salmastra sono riccamente rappresentati. Le differenze nell'insediamento di questi mari interni in confronto ad altre acque salmastre continentali non è perciò da riferire a differenze ecologiche (contenuto ionico) ma a fattori storici di diffusione.

5. Una classificazione delle acque salmastre continentali in base al contenuto salino, in confronto alla classificazione marina, è resa più difficile dalle diverse condizioni di insediamento, tuttavia fondamentalmente possibile in base ai componenti limnogeni dell'insediamento.

6. Prove di resistenza con pesci d'acqua dolce e *Gammarus pulex* provenienti da località d'acqua dolce o d'acqua salmastra provano che le variazioni fisiologiche della concentrazione ionica relativa in soluzioni di miscugli salini non agisce troppo fortemente sugli animali. Soltanto dopo una prevalenza molto unilaterale di un componente salino la possibilità vitale viene fortemente influenzata. Un adattamento contro contenuti salini più alti si svolge in *Gammarus pulex* senza riferimento al contenuto ionico relativo.

7. Il ritmo di divisione delle Diatomee planctoniche d'acqua salmastra sta sotto una forte influenza dell'azione specifica dei singoli ioni.

LITERATURVERZEICHNIS

Albrecht, M. L. 1954. Die Wirkung der Kaliabwässer auf die Fauna der Werra und Wipper. Z. Fisch. N.F. 3.

von Alten, H. 1915. Hydrobiologische Studien über die Wirkung von Abwässern auf die Organismen unserer Gewässer. (III). Vieweg & Sohn, Braunschweig.

Ax, P. 1951. Die Turbellarien des Litorals der Kieler Bucht. Zool. Ber. Syst. Ökol. 80.

Ax, P. 1954. Die Turbellarienfauna des Küstengrundwassers am Finnischen Meerbusen. Acta zool. fenn. 81.

Ax, P. 1954. Marine Turbellaria dalyellioda vor den deutschen Küsten. Zool. Jb. Syst. 82.

Ax, P. 1956. Les turbellaries des etangs coitiers du littoral méditerranee. Vie et Milieu, Suppl. 5.

Ax, P. 1953. Das ökologische Vehalten der Turbellarien in Brackwassergebieten. Proc. XIV int. Congr. Zool. Copenhagen.

Barrois, Th. 1889. Notes hydrachnologiques. III. Sur l'adaptation des hydrachnides aux eauxes sarmatres. Rev. biol. Nord France 1.

Beadle, L. C. 1943. Osmotic regulation and the faunas of inland waters. Biol. Rev. 18.

Behning, A. L. 1926. Über die Mikrofauna der Gewässer der Umgebung des Elton- und Baskuntschaksees. Russ. Hydrobiol. Z. 5.

Behning, A. L. 1928. Über das Plankton des Tschalkarsees. Russ. Hydrobiol. Z. 7.

Behning, A. L. 1933. Die in den letzten Jahren in der USSSR ausgeführten Untersuchungen von einzelnen grösseren Seen. III. Aralsee. Int. Rev. Hydrobiol. 29.

Behning, A. L. 1937. Über das Plankton und über das Benthos der nordöstlichen Kaspi-Meerbusen Mertvich Kultuk und Kajdak. Die Meerbusen des Kaspischen Meeres Komsomoletz und Kajdak. Akademie der Wissenschaften USSSR, Moskau u. Leningrad.

Behning, A. L. 1940. Über das Zooplankton der Meerbusen Komsomoletz und Kajdak im NO des Kaspisees. Über das Benthos des nordöstlichen Kaspisee-Gebietes. Die Meeresbuchten Komsomoletz und Kajdak des Kaspischen Meeres. III. Akademie der Wissenschaften USSSR, Moskau u. Leningrad.

Beklemischew, W. N. 1922. Neue Beiträge zur Fauna des Aralsees. Russ. Hydrobiol. Z. 1.

Benick, L. 1925. Die Käfer der Oldesloer Salzstellen. Mitt. geogr. Ges. Lübeck, 2. R. H. 30.

Benick, L. 1925. Die Wanzen (Hemiptera heteroptera) der Oldesloer Salzgewässer. Mitt. geogr. Ges. Lübeck 2. R. H. 30.

Blum, J. L. 1957. An ecological study of the algae of the Saline River, Michigan. Hydrobiologia 9.

Birstein, J. A. u. Beliaev, D. M. 1946. The action of the water of Balkhash Lake on the Wolga-Caspian invertebrates. (Russ.) Zool. Z. 25.

Borutzky, E. W. 1926. Copepoda harpacticoida des Wolga-Bassins. Russ. Hydrobiol. Z. 5.

Braarud, T. 1951. Salinity as an ecological factor in marine phytoplankton. Physiol. Plant. 4.

Brockmann, Ch. 1926. Über das Verhalten der Planktondiatomeen des Meeres bei Herabsetzung der Konzentration des Meereswassers und über das Vorkommen von Nordseediatomeen im Brackwasser der Wesermündung. Wiss. Meeresuntersuch. Kiel, N. F. Abt. Helgoland 8.

Brockmann, Ch. 1914. Brackwasserstudien. Sep. Schr. Ver. Naturk. h.d.U., Geestermünde 4.

Bronstein, Z. S. 1929. Die Muschelkrebse des Tschalkarsees und der mit ihm verbundenen Wasserbecken. Russ. Hydrobiol. Z. 8.

Budde, H. 1932. Die Algenflora westfälischer Salinen und Salzgewässer. Arch. Hydrobiol. 23.

Caspers, H. 1950. Biologie eines Limans an der bulgarischen Küste des Schwarzen Meeres (Varnaer See). Verh. dtsch. Zool., Mainz 1949.

Clarke, F. W. 1925. The data of geochemistry. 5. Ed.

Colditz, F. V. 1914. Beiträge zur Biologie des Mansfelder Sees. Z. wiss. Zool. 108.

Edwards, F. W. 1931. Culicoides Riethi KIEFF., a new British biting-midge. Entomologist 64, No. 812.

Gauthier, H. 1928. Recherches sur le faune de eaux continentale de l'Algerie et de Tunisie. Alger.

Gerlach, S. A. 1954. Das Supralitoral der sandigen Meeresküste als Lebensraum einer Mikrofauna. Kieler Meeresforsch. 10.

Glück, H. 1936. Pteridophyten und Phanerogamen. Die Süsswasserflora Mitteleuropas (Pascher). H. 15.

Gresens, J. 1928. Versuche über die Widerstandsfähigkeit einiger Süsswassertiere gegenüber Salzlösungen. Z. Morph. Ökol. 12.

Griesel, R. 1920. Physikalische und chemische Eigenschaften des Hemmelsdorfer Sees bei Lübeck. Diss. Rostock.

Griesel, R. 1935. Die Aussüssung des Hemmelsdorfer Sees. Mitt. geogr. Ges. Lübeck, 2R. H. 38.

Hase, A. 1926. Zur Kenntnis der Lebensweise der Eristalis-Larven. Zool. Anz. 68.

Hauer, J. 1925. Rotatorien aus den Salzgewässern von Oldesloe (Holstein). Mitt. geogr. Ges. Lübeck, 2.R. H. 30.

Herbst, H. V. 1951. Ökologische Untersuchungen über die Crustaceenfauna südschleswigscher Kleingewässer mit besonderer Berücksichtigung der Copepoden. Arch. Hydrobiol. 45.

Hessle, Ch. 1924. Bottenboniteringar i innre Östersjöen. Medd. Landtbrstyr. No. 250.

Hirsch, E. 1918. Vorläufige Mitteilung über die Ergebnisse einer biologischen Untersuchung des versalzenen Flussgebietes der Wipper. Arch. Hydrobiol. 12.

Hoogenraad, H. H. u. De Groot A. A. 1940. Zoetwaterrhizopoden en Heliozoen. Fauna Neder. 9.

Howes, N. H. 1939. The ecology of a saline lagoon in south-east Essex. J. Linn. Soc. (Zool.) 40.

Hrabe, S. A. u. Cernosvitov, L. W. 1929. Über die Oligochaeten des Tschalkarsees. Russ. Hydrobiol. Z. 8.

Hustedt, F. 1925. Bacillariales aus den Salzgewässern bei Oldesloe (Holstein). Mitt. geogr. Ges. Lübeck, 2. R. H. 30.

Hustedt, F. 1939. Die Diatomeenflora des Küstengebietes der Nordsee vom Dollart bis zur Elbmündung. I. Abh. naturw. Ver. Bremen 31.

Hustedt, F. 1953. Die Systematik der Diatomeen in ihren Beziehungen zur Geologie und Ökologie nebst einer Revision des Halobien-Systems. Svensk bot. Tidskr. 47.

HUSTEDT, F. 1957. Die Diatomeenflora des Flusssytems der Weser im Gebiet der Hansestadt Bremen. Abh. Naturw. Ver. Bremen 34.

HUTCHINSON, G. E. 1957. A treatise on limnology. I. New York.

HYNES, H. B. N. 1955. Distribution of some freshwater-Amphipoda in Britain. Verh. int. Ver. Limnol. 12.

JAECKEL, S. 1950. Die Mollusken der Schlei. Arch. Hydrobiol. 44.

JOHANSEN, A. C. 1914. Om forandringar i Ringköbingfjords fauna. Mindeskrift Japetus-Steenstrup. Kopenhagen 2.

JOHNSEN, P. 1946. The rock-pools of Bornholm and their fauna. Vidensk. Medd. dansk naturh. Foren. 109.

KAHL, H. 1933. Ciliata libera et ectocommensalia. Tierwelt N.-u. Ostsee.

KARSINKIN, E. S. 1924. Das Plankton des Südostteiles des Aralsees. Russ. Hydrobiol. Z. 3.

KIEFER, F. u. THIENEMANN, A. 1908. Neue und bekannte Chironomiden und ihre Metamorphose. Z. wiss. Insekt. Biol. 4.

KISSELEW, E. A. 1940. Das Phytoplankton des nordöstlichen Teiles des Kaspisees und seiner Buchten Komsomoletz und Kajdak. Die Buchten des Kaspimeeres Komsomoletz und Kajdak. Akademie der Wissenschaften USSSR, Moskau u. Leningrad.

KLIE, W. 1925. Die Entomostraken der Salzgewässer von Oldesloe. Mitt. geogr. Ges. Lübeck, 2. R. H. 30.

KLOCK, W. 1930. Phytoplankton-Untersuchungen im Brackwassergebiet der Unterwarnow. Int. Rev. Hydrobiol. 23.

KNIPOVICH, N. M. 1938. Die Hydrographie der Meere und Brackgewässer. Moskau u. Leningrad.

KOLBE, R. W. 1927. Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasserdiatomeen. Die Kieselalgen des Sperenberger Salzgebietes. Pflanzenforschung 7.

KOLBE, R. W. 1932. Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen. Ergebn. Biol. 8.

KOLBE, R. W. 1954. Einige Bemerkungen zu drei Aufsätzen von Fr. Hustedt. Bot. Notiser.

KOLBE, R. W. u. TIEGS, E. 1929. Zur mesohaloben Diatomeenflora des Werragebietes. Ber. dtsch. Bot. Ges. 47.

KOPPE, F. 1925. Vegetationsverhältnisse und Flora der Oldesloer Salzstellen. Mitt. geogr. Ges. Lübeck, 2. R. H. 30.

KRASSKE, G. 1927. Diatomeen deutscher Solquellen und Gradierwerke. Arch. Hydrobiol. 18.

KRASSKE, G. 1939. Diatomeen deutscher Solquellen und Gradierwerke III. Hedwigia 59.

LAGERSPETZ, K. 1956. Rock-pools and their biota. The Zoological Station Tvärminne, Finland. Helsinki.

VON LENGERKEN, H. 1929. Die Salzkäfer der Nord- und Ostsee. Akad. Verlagsges. Leipzig.

LEVANDER, K. M. 1901. Zur Kenntnis des Planktons und der Bodenfauna einiger seichter Brackwasserbuchten. Acta Soc. Fauna Flora fenn. 20.

LEVANDER, K. M. 1915. Zur Kenntnis der Bodenfauna des Planktons der Pojo-Wiek. Fennia 35.

LEVRING, T. 1940. Studien über die Algenvegetation von Blekinge, Südschweden. Diss. Lund.

LIEBETANZ, B. 1925. Hydrobiologische Studien an kujabischen Brackwässern. Bull. Acad. Polon. Cracovie, Ser. B.

LINDBERG, H' 1937. Ökologische Studien über die Coleopteren- und Hemipterenfauna im Meere, in der Pojo-Wiek und im Schärenarchipel von Ekenäs in Südfinnland. Acta Soc. Fauna Flora fenn. 60.

LINDBERG, H. 1944. Ökologisch-geographische Untersuchungen zur Insektenfauna der Felsentümpel an den Küsten Finnlands. Acta zool. fenn. 41.

LINDBERG, H. 1948. Zur Kenntnis der Insektenfauna im Brackwasser des baltischen Meeres. Soc. Scient. fenn. Comment. biol. 10.

LUTHER, H. 1951. Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland. I-II. Acta bot. fenn. 49-50.

MACAN, T. T. u. WORTHINGTON, E. B. 1951. Life in Lakes and Rivers. (The new naturalist). London.

MACFIE, J. W. F. 1933. The new species of Culicoides from Palestine. Ann. trop. Med. Parasit. 27.

MARCUZZI, G. 1948. Chironomidia della Laguna Veneta con note sulle caratteristiche dei Chironomidi alofili. Arch. Oceanogr. Limnol.. 1-3.

MARTINI, E. 1920. Über Stechmücken. Arch. Schiffs- u. Tropenhyg. 24, Beiheft.

MEDVEDEVA, N. B. 1927. Über die Morphologie und Biologie von *Culicoides nubeculosus*. Mitt. Inst. Heimatk. Univ. Saratow 2.

MIGULA, W. 1925. Charophyta. Die Süsswasserflora Mitteleuropas (Pascher). H. 11.

MÖLDER, K. 1943. Studien über die Ökologie und Geologie der Bodendiatomeen in der Pojo-Bucht. Ann. bot. Soc. zool.-bot. Vanamo 18.

NICOL, E. A. T. 1935. The ecology of a salt-marsh. J. Mar. biol. Ass. U.K. 20.

NOODT, W. 1956. Verzeichnis der im Eulitoral der schleswig-holsteinischen Küsten angetroffenen Copepoda-Harpacticoidea. Schr. naturw. Ver. Schl-Holst. 28.

PALMHERT, H. 1930. Beiträge zum Problem der Osmoregulation einiger Hydroidpolypen. Zool. Jb., Allg. Zool. Phys. 53.

PETERSEN, J. B. 1943. Some halobion spectra (diatoms). K. Danske Videns. Selsk. Biol. Medd. 17.

PRECHT, H. 1935. Epizoen der Kieler Bucht. Nova Acta Leopoldina, N.F. 3.

PURASJOKI, H. 1956. The marine habitants and their biota. The Zoological station Tvaerminne, Finland. Helsinki.

REDEKE, H. C. 1935. De Zuidersee als brackwatergebied, Handel. 25, Nederlandel Natur- en Geneskundig Congres 1935, Delft.

REMANE, A. 1950. Das Vordringen limnischer Tierarten in das Meeresgebiet der Nord- und Ostsee. Kieler Meeresforsch. 7.

REMANE, A., SCHLIEPER, C. 1957. Die Biologie des Brackwassers. Die Binnengewässer XXII.

REMMERT, H. 1955. Ökologische Untersuchungen über die Dipteren der Nord- und Ostsee Arch. Hydrobiol. 51.

RIETH, A. 1956. Flora 143, 127-160, 281-294.

RUTTNER, F. 1937. Limnologische Studien an einigen Seen der Ostalpen. Arch. Hydrobiol. 32.

SABANEEFF, P. 1956. Über das Zooplankton der Weser. Ber. Limnol. Flussstation Freudenthal 7.

SARS, G. O. 1903. On the Crustacen fauna of central Asia. Ann. Mus. St. Petersburg 8.

SCHEELE, M. 1956. Verbreitung und Ökologie der Kieselalgen der Werra mit besonderer Berücksichtigung der Halophyten. Arch. Hydrobiol. 51.

SCHLESCH, H. 1937. Bemerkungen über die Verbreitung der Süsswasser- und Meeresmollusken im westlichen Ostseegebiet. Loodusuurijate Seltsi truanded 43.

SCHMIDT, R. 1913. Die Salzwasserfauna Westfalens. Jber. Westfäl. Prov. Ver. Wiss. Kunst, Münster.

SCHMITZ, W. 1955. Phytoplankton-Massenentwicklung in Staubecken und Fliessgewässern. Verh. int. Ver. Limnol. 12.

SCHMITZ, W. 1956. Salzgehaltsschwankungen in der Werra und ihre fischereilichen Auswirkungen. Vom Wasser 23.

SCHNEIDER, W. 1925. Nematoden der Salzquellen von Oldesloe. Mitt. geogr. Ges. Lübeck, 2. R. H. 30.

SCOTT, K. M. F., HARRISON, A., MAGNAE, 1. 1952. The ecology of South African estuaries. Trans. roy. Soc. S. Africa 33.

SEGERSTRÅLE, S. 1947. Weitere Studien über die Tierwelt der Fucus-Vegetation an der Südküste Finnlands. Soc. Scient. fenn. Comment. biol. 9.

SEGERSTRÅLE, S. 1956. The Tvärminne excursion, a confrontation with the brackish Baltic. Limnologorum conventus XIII. Helsinki.

SEIFERT, R. 1938. Die Bodenfauna des Greifswalder Boddens. Ein Beitrag zur Ökologie der Brackwasserfauna. Z. Morph. Ökol. 34.

SILFVENIUS, A. J. 1905. Zur Kenntnis der Trichopterenfauna von Tvärminne. Festschrift für Palmèn.

SÖGAARD-ANDERSEN, F. 1949. On the subgenus Chironomus. Studies on the systematics and Biology of chironomidae. Vidensk. Medd. dansk naturh. Foren. 111.

SONDER, CH. 1925. Die halophytische Vegetation des Brenner Moores. Mitt. geogr. Ges. Lübeck, 2. R. H. 30.

STRENZKE, K. 1951. Chironomiden von der bulgarischen Küste des Schwarzen Meeres. Arch. Hydrobiol. Suppl. 18.

SVETOVIDOV, A. N. 1937. The fishes of Mertvyi Kultuk and Kaidak Bays. Die Buchten des Kaspischen Meeres Komsomoletz und Kajdak. Akademie der Wissenschaften USSSR, Moskau u. Leningrad.

THIENEMANN, A. 1915. Zur Kenntnis der Salzwasserchironomiden. Arch. Hydrobiol. Suppl. 2.

THIENEMANN, A. 1925. Das Salzwasser von Oldesloe. I: Chemische Beschaffenheit und Temperaturvehältnisse der Oldesloer Salzwässer. XIV: Dipteren aus den Salzwässern von Oldesloe. XIX: Ergänzende Notizen zur Salzwasserfauna von Oldesloe. Mitt. geogr. Ges. Lübeck, 2. R. H. 30.

THIENEMANN, A. 1936. Haffmücken und andere Salzwasser-Chironomiden. Kieler Meeresforsch. 1.

THIENEMANN, A. 1954. Chironomus. Binnengewässer 20.

THRAMS, O. 1939. Beiträge zur Ökologie küstennaher Brackwässer. II. Die Bodenfauna und Bodenflora des Grossen Jasmunder Boddens. Arch. Hydrobiol. 36.

TSCHUGUNOFF, N. L. 1921. Über das Plankton des nördlichen Teiles des Kaspisees. Arb. biol. Wolga-Sta. 6.

VÄLIKANGAS J. 1926. Planktologische Untersuchungen im Hafengebiet von Helsingsfors. I. Acta zool. fenn. 1.

VATOVA, A. 1951. Le valli salse da pesca del Polesine. Parte I. Ricerche biologiche. Thalassia 1.

VIETS, K. 1925. Süsswasser-Hydracarinen aus salzhaltigem Wasser. Mitt. geogr. Ges. Lübeck, 2. R. H. 30.

VOLCK, R. 1905. Hamburgische Elbuntersuchungen. 8. Beih. z. Jb. Hamburg. wiss. Anst. 23.

WESENBERG-LUND, C. 1937. Biologie der Süsswassertiere (Wirbellose Tiere). Wien.

WESENBERG-LUND, C. 1943. Biologie der Süsswasserinsekten. Wien.

WIRTH, W. W. 1952. The Heleidae of California. Univ. Calif. Publ. Entomol. 9.

WITTIG, H. 1940. Über die Verteilung des Calciums und der Alkalinität in der Ostsee. Kieler Meersforch. 3.

ZACHARIAS, O. 1889. Zur Kenntnis der Fauna des Süssen und Salzigen Sees bei Halle. Z. wiss. Zool. 46.

DISCUSSION

SEGERSTRÅLE:

I wish to express my gratitude to Dr. Schmitz for his lecture. We certainly have needed such a survey of the inland conditions, and even if the time does not seem ripe for creating a classification for these waters according to salinity, the observations made there may be of great importance also for the understanding of phenomena characteristic of diluted marine areas. The similarity of the limits reached by lacustrine forms in inland saline waters as compared with brackish areas off oceanic coasts, is remarkable. However, I was surprised by the data given for *Herpobdella octoculata* and *Gammarus pulex*, according to which these species have been observed in saline inland waters even at 10 ‰ and 5 ‰ salinity respectively. In Baltic waters they have proved absent even in areas with a salinity of only 2 ‰. The explanation is probably that we have to do with different physiological races.

MACAN

asked whether, in the experiments on respiration of fishes at different salinities, acclimation or acclimatization had been tried; in other words had the specimens used always been living at the same or at different salinities before the experiments.

G. PETIT:

Les eaux saumâtres représentent le milieu peut-être le plus favorable au contact entre l'écologie et la physiologie; l'écologie accumulera des données, mais c'est la physiologie qui nous apportera l'explication. L'expérimentation écologique est d'autant plus souhaitable qu'elle est relativement rare. Je ne dirai pas ici pourquoi elle est difficile; mais je dirai qu'elle ne doit pas chercher à faire «battre des records» aux expèces, mais se placer, le plus possible, et dans la mesure du possible, dans les conditions du milieu où vit l'animal.

SCHMITZ:

Zur Bemerkung von Prof. SEGERSTRÅLE kann ich nur bestätigen, dass das Problem, ob unterschiedliche Resistenz gegen Salzwasser bei *Gammarus pulex* ein Ausdruck physiologischer Rassendifferenzierung ist, nicht geklärt ist. Jedenfalls scheint aber daneben eine Möglichkeit der Adaptation von Individuen aus reinen Süsswasserstandorten vorhanden zu sein. Denkbar ist, wenn man hiervon ausgeht, dass *Gammarus pulex* im marinen Brackwasser Finnlands wegen der Gegenwart anderer Brackwasser-Gammariden nicht konkurrenzfähig ist. Auch ist zu berücksichtigen, dass es sich bei dem binnenländischen Standort im Salzbach um stark strömendes Wasser handelt. Die aufgeworfenen Fragen zeigen, dass Standortanalyse allein wahrscheinlich nicht eine eindeutige Klärung herbeiführen kann, sondern, wie Prof. PETIT betont hat, vielmehr die Kombination mit physiologischen Experimenten, die auf der Grundlage ökologischer Problemstellung angestellt werden müssen.

Zur Frage von Dr. MACAN möchte ich ergänzen, dass die Atmungsversuche an den Fischen an Tieren angestellt wurden, die mehrere Wochen in Salzwasser von 6 ‰ S gehältert worden waren, wobei allerdings der Salzgehalt konstant blieb. Die Respiration am Anfang des Versuches, die als Normalrespiration bezeichnet wurde, ist diejenige, auf die sich der Fisch in Wasser von 6 ‰ S einstellt.

Erik Dahl
Universitetets Zoologiska Institution, Lund, Sweden

INTERTIDAL ECOLOGY IN THE TERMS OF POIKILOHALINITY

The majority of the species which now occur in marine brackish waters were originally derived from ancestors living in the sea. It is a well-known fact that this brackish water fauna comprises no endemic elements of a high taxonomic rank. This also applies to such a comparatively old fauna as the Sarmatic one which dates back to the Miocene. Even in that case time has apparently been too short for a more far-reaching differentiation and most other brackish waters are younger. Only in the poikilohaline habitats found in the marine littoral subsoil waters are there endemic elements of a high taxonomic rank, but these subsoil waters constitute a special case which falls outside the scope of the present discussion.

The fact that, geologically speaking, most marine brackish waters are short-lived also implies that brackish water species must always be disappearing and new brackish water forms must always be recruited all over the world. The invasion of brackish water habitats probably to a very large extent takes place in estuaries and semi-enclosed basins but the tidal zone may also play a part which would not seem to have received consideration according to its merits. Here a few comments will be made upon its contribution to our understanding of the principles of poikilohaline ecology.

Of all the thousands of miles of tidal zone fringing the continents and islands of the world all but a few per cent are covered at regular intervals by euhaline ocean waters. It has been demonstrated that even heavy rainfall has but little influence upon the salinity of the sea immediately outside an exposed coast-line. Thus, e. g., Gislén (1943 p. 29) states that in Misaki in Japan downpours which may amount to 125 mm a day exert no great influence. The lowest value of the surface salinity obtained in the course of his investigations was 29.6 $^{0}/_{00}$. Moreover any such dilution is generally of very short duration.

On the other hand the area laid bare by the receding tide is directly exposed to the rain. On coasts with a low precipitation even very stenohaline species may normally thrive between tidemarks, but a sudden rainfall at low tide can cause a great catastrophe. Various such instances have been recorded from Australian coral reefs and from the desert coast of Peru, and Mac Ginitie (1939) analyzed the effect on the intertidal fauna of an area in California

TABLE 1. - THE *Littorina* SPECIES OF NW EUROPE.

Species	Habitat		Approximate salinity limit in Transition Area, ‰	Development	Ability to use atmospheric oxygen
	W. Europe	Transition Area			
L. neritoides	Intertidal	Above MSL	25	Pelagic larvae	Present
L. littorea	Intertidal, occasionally sublittoral	Above and below MSL	8-10	Pelagic larvae	Absent
L. saxatilis (= *rudis*) . .	Intertidal	Above and below MSL	8-10	Non-pelagic (viviparous)	Present
L. obtusata (= *littoralis*) .	Intertidal	Above and (mostly) below MSL	10-12	Non-pelagic	Absent

which was flooded by fresh water and where many marine animals died. PEARSE (1929) during his experiments in the Tortugas found that the stomatopod *Gonodactylus örstedi*, despite being an intertidal animal, could not survive an hour in water of a salinity of about 15 ‰. For most intertidal species, however, the tolerance to salinity fluctuations is considerable.

In many intertidal animals the temporary suspension of activity provides a means of protection against unfavourable influences, including that of salinity changes. Sea-anemones contract, barnacles, snails, and mussels close their shells. The actual point at which this suspension of activity takes place is of great interest. BROEKHUYSEN (1940) made some very relevant experiments with six prosobranch snails from the tidal zone of False Bay not far from Capetown. He found that the only two species, *Littorina knysnaensis* and *Oxystele tigrina*, which did not occur as far down as MLWN showed the greatest tolerance with respect to salinity changes. *L. knysnaensis* which has a wide vertical distribution was active within a salinity interval ranging from mesohaline to highly hyperhaline conditions.

A great salinity tolerance does not, however, provide any justification for referring a certain species to the brackish water fauna. We must therefore go one step further. It must be pointed out that a species may very well be a brackish water species even if it is covered by euhaline waters for short intervals as long as its whole life is spent in areas with great changes of salinity.

If we look for such species in the tidal zone of an oceanic coast it is obvious that it will be easiest to find them where salinity conditions are in any way abnormal. An instance from the Azores and Madeira will serve to illustrate this point. There I found in 1957 a new species of amphipod of the subgenus *Marinogammarus* (cf. DAHL 1958). It lives exclusively under stones and boulders in the estuaries of very small streams in the tidal zone, which is exposed to heavy surf. Ten yards on either side of the little stream no single specimen could be found. The species lived under exactly the same conditions in half a dozen localities in three different islands. But the most interesting thing is that these small streams dry up completely during the summer and autumn, so that for perhaps half the year the species lives in an ordinary oceanic tidal zone without any fresh-water influence, for during that time there is very little rain or none at all, at least in Madeira. However, this species and others of similar ecology may perhaps be put aside as special cases.

Let us, instead, consider some well-known and widespread intertidal species, e. g. the *Littorinas* of western Europe.

Within the genus *Littorina* various ecological types are realized. Of the four West-European species *L. neritoides* has to a large extent liberated itself from the sea as an adult. It browses lichens high up in the tidal zone and can even breathe atmospheric oxygen. But its breeding habits tie it to the sea and even to a sea of rather high salinity. As far as we can now judge *L. neritoides* as an

adult is very euryhaline and easily able to withstand the great salinity fluctuations of the upper tidal zone, but its larvae are apparently confined more or less exclusively to the euhaline part of the salinity spectrum.

Concerning the next species, *L. littorea*, Yonge (1949) points out that this is the only one of the four species which occurs below LLWS in Britain. In the Transition Area between the North Sea and the Baltic it is common also below the low water mark. It does not occur as high up in the tidal zone as *L. neritoides* and *L. saxatilis* and unlike them it cannot utilize atmospheric oxygen. Its larvae are pelagic and spend a considerable time in the plankton. Apparently this is a very euryhaline species, and it has got euryhaline larvae, but it can also live successfully under purely euhaline conditions. Consequently we have no right to call it a brackish water species.

The two remaining species *L. saxatilis* and *L. obtusata* are purely intertidal in Britain and live above and below the low water mark in the Transition Area, in the case of *L. saxatilis* also in the southern Baltic, that means in polyhaline and mesohaline waters. They pass through no pelagic stage. In fact they never remain under strictly euhaline conditions for more than a very limited number of days during any part of their life-cycle. On the contrary the habitats where they spend their whole lives are subject to great and sometimes violent changes of salinity. They are universally regarded as euryhaline marine animals, but it seems as if they could with equal rights be regarded as brackish- water species.

The dog-whelk, *Nucella lapillus*, provides another interesting aspect of the problem. More or less purely intertidal in western Europe it shows submergence along the southern part of the Swedish west coast. In the northern part it is still confined to the area around mean water level thus e. g. on the islands of the Gullmar fjord where the average surface salinity is about 25 ‰. It occurs in the same way southwards along the coast till the average surface salinity decreases to about 20‰. After that submergence sets in, at Kullen at the northern limit of the Sound with an average surface salinity of about 15 ‰ egg capsules occurred in depths of 13-15 m and live specimens down to 18-20 m (Brattström 1948). The southernmost finding place in the area is just north of Hälsingborg where both egg-capsules and adults were found in depths of 16-20 m, (Thorson 1946). The sum of all available ecological and hydrographical evidence from the southern Kattegatt and the Sound shows that fairly stable euhaline conditions are not attained until at depths of about 20 m in salinities above 30 ‰. It is interesting to note that when the dog-whelk submerges it does not go down into that area of stable euhalinity but ramains in the polyhaline zone with its rather violent salinity fluctuations. It should also be noted that the young are not pelagic but hatch in the crawling stage.

It is a well-known fact that many benthic poikilohaline species have dispensed with pelagic larval stages even if such stages are otherwise wide-spread within the same groups.

Conversely an intertidal species without a pelagic stage may very easily be transformed into a poikilohaline species. The complexity of the ecological conditions prevailing in the tidal zone can make it very difficult to decide when such a state has been reached, at present we cannot say definitely whether the three prosobranchs *Littorina saxatilis* and *obtusata* and *Nucella lapillus* should be regarded as brackish water species or euryhaline marine species. Nor can I see that it matters very much. We must be prepared to accept that in the same way as stenohaline euhaline forms grade imperceptibly into euryhaline forms, there must also exist every kind of intergradation between euhaline species showing a considerable degree of euryhalinity and truly poikilohaline species. Moreover, such an intergradation can very well take place within the geological life-time of one and the same species. In fact this dynamic aspect of the problem is very important.

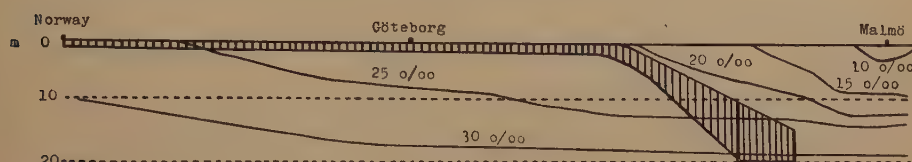


Fig. 1. - The distribution of *Nucella lapillus* along the Swedish west coast compared with the average position of the more important isohalines.

In the diagram (fig. 2) will be seen how these various transformations could take place. The first step represents an aquatic euhaline species successfully adapting itself to life in the tidal zone, as thousands of other species have done before it. The intertidal populations retain their pelagic stages which intermingle in the sea with those of the aquatic populations. *Balanus crenatus* and *Balanus psittacus* which live both in the sublittoral and in the lower parts of the tidal zone could serve as instances of this step.

The next step is that the purely aquatic populations of the species disappear, as the aquatic ancestors of *Nucella* or the *Littorina* species have done.

A further adaption to intertidal life is the loss of the pelagic phase. This will be an advantage in that it guarantees continuity of populations within a restricted area as long as external conditions do not change beyond the tolerance limit. This stage has been reached by *Nucella lapillus* and by *Littorina obtusata* and *saxatilis* but not by *Littorina neritoides* or *littorea*. Perhaps an examination of the top-whorls of fossil and subfossil shells of the three first-named species could tell us when and where this change took place. At this stage we cannot any longer say definitely whether a species should be called marine or not even if it lives on an oceanic coast.

At this stage also an invasion of a poikilohaline coast is particularly easy, and in a tideless poikilohaline area, such as the shallow waters of the Transition

Area, submergence will be comparatively easily achieved, for there among other things the competitive pressure of the rich and varied stenohaline marine fauna decreases (REMANE 1955). *Nucella lapillus* and *Littorina saxatilis* could once more serve as instances.

Finally one can well imagine a stage where the intertidal populations of the oceanic coast have also succumbed under the pressure of environmental or competitive forces and only those of the poikilohaline area remain. Many of the Tethys relicts in the Caspian and Sarmatic areas provide examples of that.

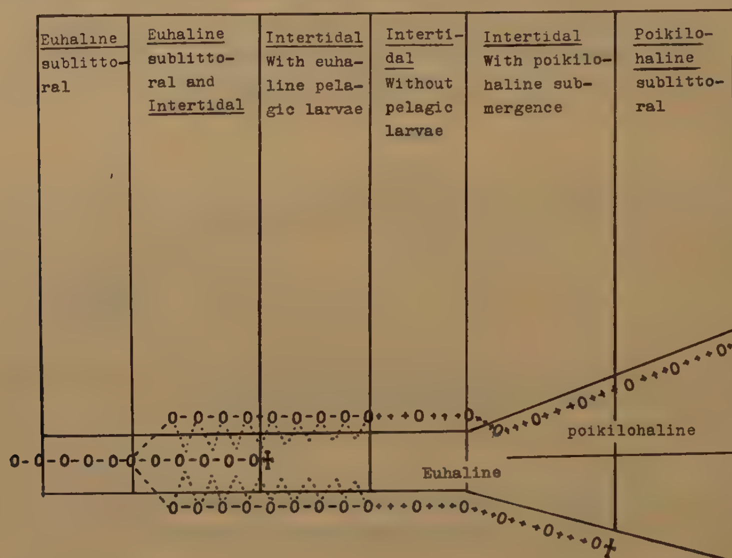


FIG. 2. - Diagram illustrating how a marine sublittoral animal species can invade poikilohaline waters by way of the tidal zone. Further explanation in text.

I shall take only one case from my own experience which has some bearing upon this. There are two subgenera of the amphipod genus *Gammarus* which are very closely related to each other and very clearly delimited from all others, viz. *Sarothrogammarus* and *Neogammarus* (cf. DAHL 1958).

The range of these two subgenera forms an almost straight line from Turkestan in the east to Flores, the westernmost of the Azores, in the west. Such a distribution almost forces us to draw two conclusions, viz. 1) that the ancestors of the present species were members of the Tethys fauna, 2) that they had the ability of dispersal through the sea. Their presence on the oceanic islands would otherwise be very difficult to explain. Also the ecology of the present species, as far as it is known, lends further support to the assumption of a marine derivation. As seen from table 2 two species out of five still inhabit the tidal zone, and three out of five are to be found under poikilohaline conditions,

Table 2. - The ecological distribution of the two amphipod subgenera *Sarothrogammarus* and *Neogammarus*.

Species	Distribution	Habitat	Troglobiontic tendencies
G. (S.) guernei. . . .	Azores (Flores)	Small fresh-water streams, near the sea	Absent
G. (S.) n. sp.	Madeira	Poikilohaline area in small estuary which dries up during summer	Present
G. (S.) rhipidophorus .	Medit.	Fresh-water and poikilohaline habitats near the sea	Present
G. (S.) asiaticus. . .	Turkestan	Mountain streams (2650-2750 m. above sea level)	Absent
G. (N.) festae	Italy (Genova)	Tidal zone	Absent

in the tidal zone or elsewhere. A fourth species, *G. guernei*, though apparently purely limnetic is found in small streams in the immediate neighbourhood of the sea. The fifth species, *G. asiaticus* (1), which inhabits streams in the Turkestan mountains up to 2700 m above sea level, certainly gives the impression of being a true Tethys relict (Martynov 1935). We cannot say for certain whether the members of these two closely allied subgenera entered poikilohaline and fresh waters by way of estuaries or by way of the tidal zone. In fact it appears probable that they used both ways. None of the streams available in the Atlantic islands forms estuaries in a strict sense, they trickle out between and below the boulders of the tidal zone.

In any case it seems as if we are forced to assume that the present species of *Sarothrogammarus* and *Neogammarus* are the last remnants of a group which was once fairly wide-spread in the sea or at least along the coasts and must

(1) Professor Ruffo (*in litt.*) has kindly informed me about the existence of three further Central Asiatic species. The arguments advanced by Martynov (l. c.) concerning *G. (S.) asiaticus* applies with equal force to them.

at least partly have occurred in the tidal zone. The troglobiontic tendencies of at least two of the species emphasize their semirelict character.

If for a moment we reconsider the main points dealt with here, it could be said that a species which has acquired the ability to live in the tidal zone will also, at least in a great number of cases, have attained a certain degree of euryhalinity. In such a habitat it seems probable that natural selection will put a premium upon further change in the same direction. Not only is an increased euryhalinity one of the factors which facilitates penetration to higher levels of the beach, it also provides an insurance against catastrophes produced by exceptionally great rainfall, and permits an extension of the geographical range into areas with higher precipitation and upwards into estuaries. Experience also tends to show that the elimination of pelagic stages is a further advantage in the conquering of poikilohaline habitats.

That the changes implied must not necessarily be slow is illustrated by the two following instances of a sudden extension of the salinity range of a species. One is provided by the small prosobranch snail *Hydrobia jenkinsi* which in fairly recent time has extended its range into purely fresh-water habitats (cf. e. g. BONDESEN and KAISER 1950). The other is *Balanus amphitrite* which quite recently and suddenly colonized fresh-water tanks in the Nile Delta (SHATOURY 1958). Apparently it survives long periods of drought by means of resting stages contained in the dead shells of the previous generation.

The peracarid crustaceans (notably amphipods, isopods and tanaids) could be said to enjoy a favoured position with regard to the invasion of the tidal zone and poikilohaline waters in a stricter sense. They all have brood protection with the whole embryonic development taking place in the marsupium of the female and as a rule no pelagic larval stages in the benthic species. It could be said that they start their dispersal towards poikilohaline habitats with one set of difficulties already overcome. It is certainly not owing to pure chance that the amphipods and isopods and, especially in the southern hemisphere, also the tanaids play such a prominent part in the fauna of poikilohaline waters.

In summing up the previous discussion it seems obvious that the tidal zone could not be included in any ordinary brackish water classification. Nor do I think that it plays the same part as a port of invasion of poikilohaline waters as e. g. the estuaries and the semi-enclosed basins. On the other hand it seems as if we shall be forced to integrate tidal habitats and tidal ecology into our considerations of poikilohaline biology to a larger extent than has been done before. In this connection the tidal zone also acquires a special interest, for, in as far as it has the right to be called a poikilohaline habitat, it is one which shows a much greater continuity in time than the others, with the single exception of the littoral subsoil waters. Finally it would seem as if further investigation of intertidal species will be of considerable value for the understanding of the positive characterization of the polyhaline and perhaps also the hyperhaline salinity intervals.

SUMMARY

Animals living in the tidal zone are often exposed to great salinity fluctuations and must consequently possess a considerable degree of tolerance with respect to variations of that factor. Many species which are purely intertidal as adults have pelagic larval stages which may tie them to coasts of seas where euhaline conditions prevail, as is the case e. g. with the prosobranch snail *Littorina neritoides* in western Europe. Many intertidal species, however, have lost their pelagic larval stages and spend the whole of their lives in the tidal zone, i. e. under more or less poikilohaline conditions. Some such otherwise intertidal species, e. g. *Littorina saxatilis*, show submergence in brackish areas. The distribution of such a species approaches that of a brackish water species, and provided that the populations inhabiting the tidal zone of euhaline seas disappear it will be transformed into a typical brackish water species. This has probably happened e. g. in the case of various amphipods.

It is suggested in the present paper that new brackish water species may be recruited in this manner although it is pointed out that direct invasion of poikilohaline habitats by way of estuaries or semi-enclosed basins probably plays a more important part. The tidal zone differs from most other poikilohaline habitats in having a very long and unbroken geological existence which may also be of importance in the present connexion.

RIASSUNTO

Ecologia intercotidale in termini di peciloalinità

Animali viventi nella zona di marea sono spesso esposti a forti fluttuazioni di salinità e conseguentemente devono possedere un considerevole grado di tolleranza rispetto alle variazioni di questo fattore. Molte specie, che sono puramente intercotidali allo stato adulto, hanno stadi larvali pelagici, che possono fissarle alle coste di mari nei quali prevalgono condizioni eurialine, come è il caso per esempio del prosobranchio *Littorina neritoides* nell'Europa occidentale. Molte specie intercotidali hanno tuttavia perduto i loro stadi larvali pelagici e passano l'intera vita nella zona di marea, cioè in condizioni più o meno peciloaline. Alcune di queste specie, d'altronde intercotidali, come *Littorina saxatilis*, si sommergono nelle acque salmastre. La distribuzione di una simile specie si avvicina a quella di una specie d'acqua salmastra e purchè le popolazioni che abitano la zona intercotidale dei mari eualini scompaiano essa si trasforma in una tipica specie d'acqua salmastra. Questo è probabilmente avvenuto per esempio nel caso di vari Anfipodi.

Nel presente lavoro viene suggerito che nuove specie d'acqua salmastra possano essere reclutate in questa maniera, sebbene venga rilevato che l'invasione diretta di habitat peciloalini attraverso estuari o bacini semichiusi abbia probabilmente una parte più importante. La zona intercotidale differisce maggiormente da altri habitat peciloalini nell'avere una esistenza molto lunga e ininterrotta che può avere pure importanza nella presente connessione.

REFERENCES

BONDENSEN, P. & E. W. KAISER 1950. *Hydrobia* (*Potamopyrgus*) *jenkinsi* Smith in Denmark illustrated by its ecology. Oikos *1*: 2.

BRATTSTRÖM, H. 1948. Från 1947 års undersökningar i Öresund och Kattegatt. Fauna o. Flora.

BROEKHUYSEN, G. J. 1940. A preliminary investigation of the importance of dessication, temperature and salinity as factors controlling the vertical distribution of certain intertidal marine gastropods in False Bay, South Africa. Trans. roy. Soc. S. Africa *28*.

DAHL, E. 1958. Fresh and brackish water amphipods from the Azores and Madeira. Bol. Mus. Funchal.

GISLÉN, T. 1943. Physiographical and ecological investigations concerning the littoral of the northern Pacific. Lunds Univ. Arsskr. (Acta Univ. lund.) N.F. Avd. 2 vol. 39.

MACGINITIE, G. E. 1939. Some effects of fresh water on the fauna of a marine harbor. Amer. Midl. Nat. *21*.

MARTYNOV, A. 1935. Amphipoda Gammaridea of the running waters of Turkestan. Trav. Inst. zool. Acad. Sci. URSS *2*.

PEARSE, A. S. 1929. Observations on certain littoral and terrestrial animals at Tortugas, Florida with special reference to migrations from marine to terrestrial habitats. Carneg. Inst. Publ. *391*.

REMANE, A. 1955. Die Brackwasser-Submergenz und die Umkomposition der Coenosen in Belt- und Ostsee. Kieler Meeresforsch. *11*.

SHATOURY, H. H. 1958. A freshwater mutant of *Balanus amphitrite*. Nature, Lond. *181*, 790.

THORSON, G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. Medd. Komm. Havundersøg. Kbh., ser. Plankton *4*.

YONGE, C. M. 1949. The sea shore. London.

DISCUSSION

HEDGPETH:

It is my impression that the animals of the very high tidal levels may be more specialized than those of mid-tide levels. There are several examples of pairs of intertidal species in California in which that of the middle level shows more tendency to invade embayments and in some cases estuaries of reduced salinity. This may also be the case with the *Thais* of the Atlantic and Gulf coasts mentioned by Dr. DAHL.

SEGERSTRÅLE:

Prof. DAHL told about species of *Gammarus* which are found in gravel on the sea-shore and at the same time show a tendency towards a troglobiontic life. As a parallel *Gammarus duebeni* may be mentioned. It occurs on the west coast of Sweden in quite special habitats, for instance, in shore gravel, and in the Baltic area, too, it is found only in

lagoons or other more or less isolated localities. In this case the reason for the peculiar occurrence is no doubt weakness in competition with other species of the genus, and I suggest the same applies to the case mentioned by Prof. DAHL.

Another point: Prof. DAHL stressed the phenomenon that the brackish water animals are crustaceans to a striking extent. In this respect it is of interest to note that almost all the glacial relicts of Northern Europas belong to the same group. They are derived from marine ancestors and most of them have even been able to adapt themselves to pure fresh water.

BEADLE:

Gammarus duebeni becomes progressively more a freshwater species further west in Europe and is the main freshwater *Gammarus* in Ireland. Can this be explained in the light of recent knowledge?

CASPERS:

Gammarus duebeni lebt im Elbe-Aestuar nicht im Strom selbst, sondern in den kleinen Nebenflüssen. Die biologische Konkurrenz spielt hier eine Rolle — Verdrängung der Art in Randbiotope.

SCHMITZ:

Die Ausbreitung von *Potamopyrgus cristallinus carinatus* (*Hydrobia jenkinsi*) in Süsswasser wird durch deren parthenogenetische Vermehrung ausserordentlich begünstigt.

MACAN:

According to HYNES (1), *Gammarus pulex* is a recent immigrant into Britain and is still spreading westwards. It has not yet reached Ireland or parts of the extreme west of England, Wales and Scotland. When *G. pulex* arrives, *G. duebeni* is driven out. *G. duebeni* occurs in freshwater only in regions not yet reached by *G. pulex*.

(1) 1955. Verh. int. Ver. Limnol. *12*, 620-628.

D'ANCONA:

Brackish water represents an important colonization way into fresh waters for marine species. Tides can facilitate this colonization. In the Lagoon of Venice several species are periodically introduced as larvae by tidal currents. This is probably the way followed also in the colonization of the Abano thermal waters; these are quite fresh but their fauna has some elements of marine origin (*Hydrobia*, Copepods).

DAHL:

In am convinced that weakness in competition with well-adapted marine forms is one of the main factors operative in creating purely intertidal species and brackish water species. Under experimental conditions many of them thrive well enough in pure sea water. I quite agree with Dr. SEGERSTRÅLE that competition has most probably contributed to the limitation of the ecological range of the *Gammarus* species I mentioned. I wish to stress once more that the dynamic aspect of the relationship between marine, intertidal, and brackish water faunas is very important.

GENERAL DISCUSSION

Caspers:

Vorschlag für eine Klassifikation der Salzgewässer auf Grund von Besprechungen zwischen Prof. Remane, Dr. Segerstråle, Prof. Caspers:

A Thalassogene Salzgewässer
B Geogene Salzgewässer (= kontinentale = Binnensalzgewässer = Inland saline waters)

Thalassogene Salzgewässer

a) Hyperhalinikum
b) Mixohalinikum (= Brackwasser)
  1) Eumixohalinikum > 30 ‰ S
  2) Polymixohalinikum
  3) Mesomixohalinikum
  4) Oligomixohalinikum

Ferner regionale Einteilung (in Lagunen, Haffen usw.):

a) ektozonales Gebiet
b) zentrozonales »
c) entozonales »

Beadle:

Would it not be best to devise a notation based on figures denoting salinity limits rather than on names denoting regions. Any classification using named regions is necessarily based on salinity data and it would be better to use the numerical data direct. For instance, instead of quoting the « Euhaline » zone, one would quote 40-30 ‰ zone. Numbers are nowadays more internationally understood even than classical words. It would be possible to invent symbols to denote horizontal, vertical and temporal ranges of salinity.

Havinga:

The principle as it is put on the blackboard seems to be absolutely sound, my objection, however, is that a non-specialist will be frightened by all the difficult words. Could not the nomenclature be simplified? I am thinking of the possibility of introducing figures indicating the percentage of admixture of fresh water.

Petit:

Les eaux saumâtres sont placées sous le signe de la variabilité. Pour arriver à une classification qui ait enfin une valeur générale, je veux dire qui soit valable pour tous les milieux saumâtres quelle que soit leur latitude, on a intérêt à multiplier les découpures. Mais c'est le langage de la classification proposée qui m'inquiète, et qui me choque un peu, bien qu'apparemment, le mot « mixohalinikum » ne constitue pas un barbarisme.

D'ANCONA:

In my opinion the term mixohaline seems to be useful but the term polymixo-, mesomixo- and oligomixohaline are unnecessary as substitutes for the more practical simple and existing terms poly-, meso- and oligohaline. In the proposed classification the variability of the salinity has not been taken into sufficient consideration. The climagraphs (or better halothermographs) proposed by HEDGPETH should be adopted to characterize the variability of the two main physical and chemical factors of the brackishwater environment. Variability of the salinity is more important than average.

MACAN:

Some 30 years ago THIENEMANN and NAUMANN put forward a classification of lakes, and coined three terms. These have proved useful when applied in a general way. Subsequent workers erected a complicated system and many new words were invented. Two years ago at the S.I.L. congress in Helsinki the whole scheme was reviewed. The sense of the meeting, as it appeared to me, was that the classification had got out of hand and a reversion to simple general terms was desirable. There seems a danger of a similar course of events in the classification of saline waters.

I would put before this assembly the thought that we might be trying to classify too exactly something not susceptible to exact classification.

HEDGPETH:

In some of these lagoons there may be a layer of fresh water at the top following a period of heavy rain, and when a sample is taken from near the surface at such a time, the result will be misleading.

I should like to point out that this division of lagoons that you have suggested is substantially the same that we have recognized over a period of years. What you call a zonal region is a channel to the sea, and the central region is the inner shore. So that division is more or less recognized in a formal way. I don't believe that I wanted to extend the salinity classification to inland waters; I was concerned primarily with these marine lagoons.

I am happy to see these climagraphs being used. I hope that we can arrive at a classification that will include the marine lagoons. I suggested that we should also use characterizing animals, although this is to some extent dangerous, especially in America where the systematics are not as well worked out as in Europe, unfortunately. There is a great difference in the species, but as Dr. SEGERSTRÅLE has pointed out, you do get this array of related types in these areas. I am not sure that it might not be concluded that each one of these related types is a different species by some specialists. Thus the attempt to use characterizing animals does have disadvantages.

Additional remarks by DILL.

There was a considerable discussion as to whether the final terms adopted for the sub-divisions of the « mixohaline zone » should be listed merely as « polyhaline », « mesohaline » and « oligohaline », or should be supplemented by the addition of the combining form « mixo- » to form « polymixohaline », « mesomixohaline » and « oligomixohaline ».

It was obvious that there were advantages in using the shorter and perhaps less awkward terms, especially since all of these terms were already in considerable use as sub-divisions of brackish (mixo) water.

However, it was suggested by Dill that there were even greater advantages in selecting terms that were completely comprehensible when standing by themselves as when read out of context or without reference to a table.

He called attention to the remarks of Ekman, 1953, (quoted in Segestråle's paper in this Symposium, p. 21) that: « To call, as sometimes happens, polyhaline brackish water simply 'polyhaline water' is not correct since ordinary sea water is naturally more polyhaline than polyhaline brackish water. »

He also pointed out how easily the term « hyperhaline » water could be confused with the term « polyhaline » water.

As for the point that the shorter terms were already generally understood, he agreed that they were understood by certain workers who were already well acquainted with almost the whole of brackish water literature but that, again — when read out of context or without the schematic table at hand — they were not readily understandable to other scientists especially the younger ones who had not had the experience of the present group. For these reasons he urged adoption of the longer forms. The Symposium generally agreed and as a compromise adopted the use of the terms as shown in the final Venice Classification with the combining term « mixo- » set forth in parentheses.

FINAL RESOLUTION

The Venice system for the classification of marine waters according to salinity

At the final session of the Venice Symposium a revised classification of marine waters according to salinity was adopted and recommended for universal application. It is a somewhat modified Redeke-Välikangas system, with the addition of zones for higher salinities in order to include the whole salinity range found in the marine region.

The modification of the Redeke-Välikangas system (which was designed for the waters of northern Europe) is primarily confined to shifting the lower part of the mesohaline zone to the oligohaline zone, in order to express ecological conditions encountered in southern Europe, South Africa and some other areas. The term « brackish », as a classificatory term, was avoided because of its ambiguous meaning and the term « mixohaline » was proposed to indicate diluted sea water.

In order to express more adequately the conditions in such areas, for example as found in lagoons on the Mediterranean coast, the term « mixoeuhaline » was coined to include those coastal waters which have a salinity falling within the euhaline range but are at the same time of lower salinity than the adjacent sea.

For the sake of simplicity the various salinity zones have been defined by rather precise figures, but it was stressed that these figures are approximate, as indicated by the use of the ~ sign.

The system adopted by the Symposium, with the appoximate salinity ranges, is as follows:

Zone	Salinity (‰) (1)
Hyperhaline	$> \sim 40$
Euhaline	$\sim 40 - \sim 30$
Mixohaline	$(\sim 40) \sim 30 - \sim 0.5$

(1) In this system the older and more familiar terms of the mixohaline series, polyhaline, etc., should be used in reference to the values of this system (the « Venice system »), and authors are requested to indicate that they are using this scheme in order to avoid misunderstanding.

Zone	Salinity (‰)
Mixoeuhaline	> ~ 30 but < adjacent euhaline sea
(Mixo-)polyhaline	~ 30 - ~ 18
(Mixo-)mesohaline	~ 18 - ~ 5
(Mixo-)oligohaline	~ 5 - ~ 0.5
Limnetic (freshwater)	< ~ 0.5

In view of the transitional character of the floral and faunal boundaries between zones within saline areas in nature, as well as their regional and local variation, any salinity classification can correspond only approximately with the zonation of the flora and fauna. It should also be remembered that references given even to the best possible system never give more than the average salinity conditions in a given water; additional details of the salinity range, both diurnal seasonal and annual, of the incidence of maxima and minima, and other highly varying features of paramount ecological importance will always be necessary (cf. the halothermographs = hydroclimagraphs, by HEDGPETH, 1951, in: Rep. Committee Treatise Mar. Ecol. Paleoecol. *11*, pp. 49-54).

In order to indicate waters of unstable or variable salinity (irrespective of mean values), the term « poikilohalinity » (adj. « poikilohaline »), in a sense slightly modified from that of DAHL (1956, in Oikos *7*, pp. 1-21), could be used. The condition of stable or constant salinity could then be described as « homoiohalinity » (adj. « homoiohaline »). Explanatory terms of the type proposed by ROCHFORD (1951, in: Austr. J. Mar. Freshw. Res. *2*, pp. 1-116) and R. SMITH (1957, in: Année biol. *33* (1/2), pp. 93-107), might be useful. Subdivision of the adopted zones covering more local conditions, will also prove useful or necessary in many cases. As an example, in the Baltic Sea the following subdivisions of the meso- and oligohaline zones, based on biological observations, are important:

(Mixo-) mesohaline	
α-mesohaline . . .	~ 18 - ~ 10
β-mesohaline . . .	~ 10 - ~ 5
(Mixo-) oligohaline	
α-oligohaline . . .	~ 5 - ~ 3
β-oligohaline . . .	~ 3 - ~ 0.5

In other cases, as, for example, the Australian estuaries with their extreme, climatically conditioned salinity oscillations which render any strict system inapplicable, reference to universally adopted terms for waters of different salinity may at least facilitate description of areas and characterization of the fluctuation range.

It was agreed that any attempts to classify inland saline waters would be premature in view of our incomplete and scattered information, and the hope was expressed that some standard way of expressing the salt content of such waters could be adopted or recommended by the International Association of Limnology.

DELIBERAZIONE CONCLUSIVA

IL «SISTEMA DI VENEZIA» PER LA CLASSIFICAZIONE DI ACQUE MARINE IN BASE ALLA SALINITÀ

Nel corso della seduta finale del Simposio di Venezia è stata adottata e raccomandata per un'applicazione generale una classificazione delle acque marine basata sulla salinità. Si tratta di un sistema del tipo REDEKE-VÄLIKANGAS cui sono state apportate alcune modifiche e l'aggiunta di zone di salinità più elevate al fine di potere includere l'intera gamma delle salinità incontrate nella regione marina.

La modifica al sistema REDEKE-VÄLIKANGAS (concepito per le acque dell'Europa settentrionale) consiste principalmente nell'avere spostato la parte più bassa della zona mesoalina verso la zona oligoalina, in modo da potere esprimere le condizioni ecologiche incontrate nell'Europa meridionale, nel Sud Africa e in altre regioni. Il termine « salmastro » è stato evitato, come termine classificatorio, per il suo significato ambiguo, e in sua sostituzione è stato proposto il termine « mixoalino » a indicare l'acqua di mare diluita.

Per potere esprimere più adeguatamente le condizioni di località, come, per esempio, le lagune delle coste mediterranee, è stato coniato il termine « mixoeualino » inclusivo di quelle acque costiere la cui salinità rientra nella zona eualina, ma al tempo stesso è inferiore rispetto alla salinità del mare adiacente.

Per semplicità, le varie zone di salinità sono state definite con numeri precisi, ma in effetti si tratta di valori approssimati come è indicato dall'uso del segno $\sim$.

Il sistema adottato dal simposio, con le approssimative variazioni di salinità, è il seguente:

Zona	Salinità (‰) (1)
Iperalina	$> \sim 40$
Eualina	$\sim 40 - \sim 30$

(1) In questo sistema i termini polialino ecc., della serie mixoalina, più vecchi e più famigliari, devono venire usati con riferimento ai valori di questo sistema (sistema di Venezia) e per evitare malintesi, gli autori sono pregati di indicare che usano questo schema.

Zona	Salinità ($^0/_{00}$)
Mixoalina	$(\sim 40) \sim 30 - \sim 0,5$
Mixoeualina	$> \sim 30$, ma $<$ mare adiacente eualino
(Mixo-)polialina	$\sim 30 - \sim 18$
(Mixo-)mesoalina	$\sim 18 - \sim 5$
(Mixo-)oligoalina	$\sim 5 - \sim 0,5$
Limnetica (acqua dolce)	$< \sim 0,5$

Dato il carattere transitorio dei limiti floristici e faunistici tra le diverse zone di aree saline in natura, e date anche le loro variazioni regionali e locali, ogni classificazione di salinità può corrispondere solo approssimativamente alla zonazione della flora e della fauna. Occorre anche ricordare che i riferimenti forniti dal migliore sistema possibile, non definiranno altro che le condizioni di salinità media di una data acqua; sarà inoltre necessario aggiungere alcuni dettagli sulle variazioni di salinità, sia giornaliere sia stagionali e annuali, sull'incidenza dei massimi e dei minimi, e su altre caratteristiche altamente variabili di fondamentale importanza ecologica (cfr. gli alotermogrammi - idroclimogrammi, Hedgpeth, 1951, in: Rep. Comm. Treatise Mar. Ecol. *11*, pp. 49-54).

Al fine di indicare acque di salinità instabile o variabile (senza tenere conto dei valori medi), si potrebbe usare il termine « peciloalinità » (agg. « peciloalino »), in un senso lievemente modificato rispetto a quello di Dahl (1956, in: Oikos, *7*, pp. 1-21). La condizione di salinità stabile o costante potrebbe in tal caso essere indicata col termine « omeoalinità » (agg. « omeoalino »). Potrebbe essere anche utile l'impiego di termini esplicativi del tipo proposto da Rochford (1951, in: Austr. J. Mar. Freshw. Res. *2*, pp. 1-116) e da R. Smith (1957, in: Année biol. *33*, 1/2, pp. 93-107). Altrettanto utili o necessarie sarebbero in molti casi ulteriori suddivisioni corrispondenti a condizioni più locali, come, per esempio, per il Mar Baltico le suddivisioni seguenti delle zone meso- e oligoalina, basate su osservazioni biologiche:

(Mixo-) mesoalina:	
α-mesoalina	$\sim 18 - \sim 10$
β-mesoalina	$\sim 10 - \sim 5$
(Mixo-) oligoalina:	
α-oligoalina	$\sim 5 - \sim 3$
β-oligoalina	$\sim 3 - \sim 0,5$

In altri casi, come, per esempio, gli estuari australiani con le loro oscillazioni di salinità, estreme e condizionate dal clima, che rendono inapplicabile qualsiasi sistema rigido, riferimenti ai termini universalmente adottati per acque di diversa salinità potrebbero per lo meno facilitare la descrizione di aree e la caratterizzazione della gamma di fluttuazioni.

Si è convenuto che qualsiasi tentativo di classificare le acque saline interne sarebbe prematuro a causa delle nostre informazioni frammentarie e incomplete sull'argomento, e si è espressa la speranza che qualche metodo standard per esprimere il contenuto in sali di tali acque possa essere adottato o raccomandato dall'Associazione Internazionale di Limnologia.

Officine Grafiche Carlo Ferrari – Venezia

Direttore responsabile: Prof. Umberto D'Ancona

AVVERTENZE

L' « Archivio di Oceanografia e Limnologia », che fa seguito alle « Memorie » del R. Comitato Talassografico Italiano, si pubblica in volumi di tre fascicoli ciascuno e contiene lavori originali riguardanti i problemi scientifici del mare e delle acque interne, brevi comunicazioni, notiziario e recensioni.

Tutti i manoscritti dei lavori originali e delle comunicazioni, le opere e gli estratti per recensione (possibilmente in duplice esemplare), tutta la corrispondenza per la redazione ed amministrazione, devono essere inviati a:

Direzione dell' **Archivio di Oceanografia e Limnologia**
Centro Nazionale di Studi Talassografici del CNR
Riva dei Sette Martiri - **VENEZIA**

NORME PER I MANOSCRITTI - I manoscritti possono essere presentati oltrechè in italiano, anche in inglese, francese, tedesco, spagnolo, devono essere inviati dattilografati nel testo definitivo ed essere corredati da tutte le indicazioni correntemente in uso per la stampa ed accompagnati da un sunto in italiano e in inglese, contenente le conclusioni del lavoro. Le figure e i disegni da inserire nel testo o da mettere in tavole fuori testo, dovranno essere inviate in forma definitiva e portare le indicazioni per la didascalia e per la riproduzione.

ESTRATTI - Gli Autori riceveranno gratuitamente trenta estratti con copertina; essi sono pregati di segnare sul manoscritto il numero di estratti in più che eventualmente desiderassero avere a proprie spese.

CONDIZIONI DI VENDITA E CAMBI - Prezzo per volume: L. 4500. - Prezzo di un fascicolo separato, esclusi i fascicoli supplementari: L. 1500. Il prezzo dei fascicoli supplementari viene fissato in rapporto al costo.

Le richieste di cambio devono essere indirizzate alla Direzione dell'Archivio di Oceanografia e Limnologia.

Per l'acquisto di Memorie del Comitato Talassografico Italiano, chiedere il catalogo.